Teilungs- und Regenerations-Vorgänge bei *Procerastea halleziana* und ihre Beziehungen zu der Stolonisation von *Autolytus prolifer.*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hans Langhammer

aus **Mühlhausen.**

Mit 59 Figuren auf 3 Tafeln.

1928.

Druck von Ad. Littmann.

Oldenburg i. O.

Als Dissertation angenommen am 15. Juli 1927.

Berichterstatter: Herr Geh. Reg.-Rat Professor Dr. E. Korschelt.

Tag der mündlichen Prüfung: 2. August 1927.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.

Band XVII.
Nr. 1.

Teilungs- und Regenerations-Vorgänge bei *Procerastea halleziana* und ihre Beziehungen zu der Stolonisation von *Autolytus prolifer.*

Von
H. Langhammer,
Eisleben.

Mit 59 Figuren auf 3 Tafeln.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung: Materialbeschaffung, Bestimmung der Species, frühere Funde. Thema. 5

I. Untersuchung von *Procerastea.*

A. Eigentümlichkeit des Fundortes

auf Helgoland, Umfang des Materials und Untersuchungsweise 6

B. Bau und Fortpflanzung von *Procerastea*

nach früheren Autoren 6
Erwachsenes Muttertier
Stolonisation, *Polybostrichus, Sacconereis*

C. Teilung und Regeneration

Überblick über die Zusammensetzung des Materials und Schwierigkeiten bei der Untersuchung entwickelter Regenerate 7

1. Teilung

a) Entwicklungszustand der Tiere vor der Teilung (Material 1919) 8
b) Gesetzmäßige Lage der Zerfallsgrenzen, Segmentgruppen 9
c) Teilung der einzelnen Körperabschnitte 10
Kopfstücke
Mittelstücke
Schwanzstücke
Zusammenfassung

2. Regeneration

a) Regenerationsintensität der Stücke verschiedener Körperabschnitte 12
b) Vollständigkeit der Regenerate 14
Segmentgruppenfolge und Umfang
Kopfstücke
Mittelstücke
Hyperregenerate
Verhältnis des regenerierten Hinterendes zur gesamten regenerierten Segmentzahl
Wachstumsgeschwindigkeit des Vorder- und Hinterendes
Schwanzstücke
Zusammenfassung
c) Regeneration des Stolos durch
Mittelstücke (nach dem 14. Segment) und Schwanzstücke 16
Kopfstücke und Mittelstücke (vor dem 14.)
Regeneration von Geschlechtssegmenten durch ungeschlechtliche Segmente
d) Regeneration von *Procerastea* im Vergleich zu anderen Anneliden 19
e) Anormale Bildungen 20
Anormale Halbsegmente
Anormale Lage der Stoloköpfe
Tiere mit 2 Stoloköpfen
Bifurkation
f) Wiederholte Regeneration 23

3. Histologische Untersuchung

Seite

a) Teilungsgrenzen 24
b) Weitere Eigentümlichkeiten der Segmentgruppen 24
c) Regeneration des Vorder- und Enddarmes 25

II. Deutungsversuch für die Segmentgruppenbildung und die Teilungserscheinungen von *Procerastea*.

A. Liegt Autotomie oder Architomie vor? 27

B. Beziehung der Segmentgruppenbildung und Teilung zur Geschlechtsreife bei *Procerastea* und anderen Sylliden

1. Zeitliche Beziehung bei *Procerastea* 28
2. Segmentgruppen und Stolonisation bei der Gattung *Autolytus* 28

Stolonisationsvorgänge nach früheren Autoren
Segmentzahl der Stammtiere bei *A. prolifer* (O. F. Müller)
Darmeinschnürungen bei *A. prolifer*
Beziehungen bei einigen anderen Autolyteen

3. Gesetzmäßige Segmentgruppierung bei anderen Sylliden 30

C. Phylogenetische Entstehungsmöglichkeit der Segmentgruppen 31

Reifungsfolge der Segmente
Stoloformen der Gattung *Syllis*
Geschlechtsreife Stammtiere bei stolonisierenden Gattungen
Regeneration des Muttertieres durch Stoloteile
Ergebnis

Zusammenfassung der Ergebnisse 33

Anhang. Tabellen:

I. Kopfstücke 35
II. Mittelstücke 36
III. Schwanzstücke 39
IV. Vollständige Tiere 40
V. Anormale Bildungen 40
VI. Wiederholte Teilungen und Regenerationen 40
VII. Material vom Jahre 1919 41

Literatur 42

Figurenerklärung 44

Materialbeschaffung.

Im August 1920 fand Herr Dr. Peters, der im Auftrage von Herrn Geheimrat Korschelt-Marburg an der Nordseeküste Nachforschungen nach einer *Ctenodrilus*-Art anstellte, im Pontonhafen von Helgoland einen Polychäten, der wegen seines außerordentlich weitgehenden Regenerationsvermögens besondere Aufmerksamkeit beanspruchte. Er lebte in großer Zahl in Gemeinschaft mit dem gesuchten Wurm auf Tubularienkolonien, die einem Floße anhafteten. Herr Dr. Peters überließ mir das gesammelte Material. Zu diesem wurde mir noch weiteres von der Biologischen Anstalt auf Helgoland zur Verfügung gestellt, das vorwiegend zu derselben Zeit und zu einem geringen Teile schon im November 1919 gesammelt war.

Ich möchte an dieser Stelle Gelegenheit nehmen, Herrn Dr. Peters, dem Leiter der Biologischen Anstalt Herrn Prof. Mielck und dem Kustos Herrn Prof. Hagmeier für ihr freundliches Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen; ferner Herrn Dr. Augener-Hamburg für Hinweise in der Literatur und die Beschaffung des Hamburger Sylliden-Materials, sowie vor allem Herrn Geheimrat Korschelt für die Richtlinien bei der Durchführung der Untersuchungen.

Bestimmung des Wurmes und frühere Funde.

Die Bestimmung des Polychäten ergab, daß es sich um einen *Sylliden* der Gattung *Procerastea* handelte, der bisher bei Helgoland nicht beobachtet wurde.

Als erster beschrieb Langerhans 1884 in seinen Arbeiten über die Wurmfauna von Madeira diese Gattung, und zwar *Pr. nematodes*. Später fand Malaquin eine neue Spezies, *Pr. halleziana*, die auf Hydroiden, Ascidien und Bryozoenstöckchen an der nordfranzösischen Küste bei Boulogne lebt, und er studierte anläßlich seiner Untersuchungen über die Sylliden (1890, 1893) eingehend den Bau und die Fortpflanzungsweise dieser Art. Ferner vermutet Gravier im August 1899 in der Bucht von Hougue eine weitere neue Spezies ermittelt zu haben.

Auf Grund der Zahl der Pharynxzähne, die 20—22 betragen, und der Pharynxschleife konnte ich die Helgoländer Tiere mit *Pr. halleziana* identifizieren, wenn auch die von mir beobachteten auffälligen Regenerationsvorgänge trotz sonstiger eingehender Beschreibung von Malaquin nicht erwähnt werden.

Meine Untersuchungen an dem konservierten Material hatte ich bereits 1921 abgeschlossen und suchte, um die Ergebnisse an lebenden Objekten nachprüfen und vertiefen zu können, im August 1922 Helgoland auf. Trotz eifrigster Nachforschungen, die auch bereits vorher und später von der Biologischen Anstalt auf Helgoland ausgeführt wurden, gelang es nicht, den Polychäten wieder aufzufinden. In der Hoffnung, später günstigere Verhältnisse zu finden, verschob ich die Veröffentlichung meiner Feststellungen. Währenddessen erschien im Februar 1923 eine Arbeit von Allen über den gleichen Gegenstand.

Allen hatte *Pr. halleziana* schon 1914 vorübergehend bei Plymouth in der Cawsand-Bay gefunden, und zwar auf Ascidien, später im Juli 1919 in großen Mengen auf Hydroiden und *Syncoryne*, die an einem schwimmenden Ponton hafteten, das in Millbay Dock zu Plymouth lag. Trotz des kalten Winters, während dessen die Hydroiden stark zurückgingen, hielten sie sich dort bis zum folgenden Frühjahr, verschwanden aber, als der Ponton in Reparatur genommen wurde.

Da sich jedoch die von mir untersuchten Tiere in der Mehrzahl durch wichtige Merkmale, die für die Auffassung der beobachteten Vorgänge von ausschlaggebender Bedeutung sind, von denen Allen's unterscheiden, so glaube ich, einige wesentliche Ergänzungen zu den vorliegenden Fragen geben zu können. Dieses scheint mir um so mehr der Fall zu sein, als mir meine an sich vergeblichen Bemühungen, *Procerastea*material auf Helgoland im August 1922 zu erlangen, Gelegenheit gaben, die bekannte Art *Autolytus prolifer* näher in Augenschein zu nehmen und merkwürdige, bisher unbekannte Beziehungen im Bau dieser beiden Tiere und anderer Angehöriger der Familie der Sylliden zu ermitteln. Hierdurch wurde ich dann veranlaßt, der Frage einer einheitlichen Deutung der Fortpflanzungsvorgänge der Sylliden näherzutreten.

I. Untersuchung von *Procerastea*.

A. Eigentümlichkeiten des Fundortes.

Es ist auffällig, daß die Funde Allen's bei Plymouth und die bei Helgoland sowohl zeitlich als auch örtlich weitgehende Übereinstimmungen erkennen lassen. Beiderseits traf man die Tiere in der zweiten Hälfte des Jahres 1919 unter ganz besonderen Verhältnissen, nämlich auf Hydroidenkolonien, die auf schwimmenden Körpern saßen, wodurch eine von Ebbe und Flut unabhängige Tiefenlage von etwa 10 cm unter der Meeresoberfläche gewährleistet wurde. Allen hält diese Bedingungen für das Wachstum der in Frage kommenden Art für ganz besonders günstig, sieht in ihnen einen Grund für die geringe Verbreitung, und in der durch die Reparatur des Pontons herbeigeführten Änderung der Lebensverhältnisse die Ursache für das plötzliche Verschwinden von *Procerastea*. In Helgoland hingegen gingen die Tiere wohl durch die heftige Kälte des Frühjahrs 1922 zugrunde, während der das Hafengelände vereist war, denn sie wurden noch kurze Zeit zuvor angetroffen. Dieses in beiden Fällen nur ganz lokale Auftreten an Orten, die mit Schiffen in unmittelbare Berührung kommen, bestärkt mich in der schon allein nach dem Helgoländer Funde gefaßten Vermutung, daß die Tiere von südlichen Gegenden, an denen sie frühere Autoren trafen, eingeschleppt wurden.

Umfang des Materials und Methode der Untersuchung.

Das von mir untersuchte Material beläuft sich auf etwa 400 Exemplare, und zwar zumeist Regenerate. Nähere Zahlenangaben über die Zusammensetzung finden sich in den Tabellen I bis VII des Anhangs und in den einzelnen Kapiteln.

Die Mehrzahl der Tiere wurde mit Sublimat oder heißem Alkohol konserviert und, da an Dauerpräparaten die Plastik der äußeren Gestalt nicht klar hervortrat und sich leicht Deformationen einstellten, in Alkohol bei 36- und 62facher Vergrößerung untersucht. Von einigen Tieren wurden zur Ermittlung histologischer und feinerer anatomischer Verhältnisse Schnittserien hergestellt, die vorwiegend mit Eisenhämatoxylin und Eosin oder auch Boraxkarmin, Alaunkarmin, Delafield Hämatoxylin nebst Eosin oder Bleu de Lyon gefärbt wurden.

B. Bau und Fortpflanzung von *Procerastea* (nach Malaquin).

Da ich selbst keine Gelegenheit hatte, lebende Exemplare von *Procerastea* zu untersuchen, verweise ich auf die eingehende Beschreibung durch Malaquin: „Recherches sur les Syllidiens" (1893) und „Sur la reproduction des Autolyteae" (Rev. biol. du nord de la France 1890), die von Allen zusammengefaßt und ergänzt wurde.

Das ungeschlechtliche erwachsene Muttertier von *Procerastea*, das gerade im Begriff steht, den Stolokopf zu knospen, ist ein langer Wurm, der nach Malaquin 54—56 und nach Allen 50—60, nach den wenigen vollständigen Objekten des Helgoländer Materials (Tabelle IV, Objekte mit Stolokopf I und ohne) nur 42—54 Segmente (und zwar im Mittel 49 Segmente) umfaßt. Die größten Exemplare erreichen lebend beim Kriechen eine Länge von 25 mm (Allen), in konserviertem Zustande selbst bei voller Reife mit Stolo eine solche von 10—13 mm.

Lebend zeigt *Procerastea* lehmgelbe Färbung, die nach hinten zu ins Orange übergeht.

Die Körpersegmente des Muttertieres besitzen ungeteilte Parapodien von der Form warzenförmiger Wülste, die dem ventralen Parapodialast der Anneliden entsprechen und je ein Borstenbündel umschließen.

Die vordersten und hintersten Segmente des Muttertieres sind abweichend gestaltet.

Das Kopfsegment (Fig. 4 und 6) trägt 5 Anhänge. Die Palpen bilden zwei unmittelbar anliegende, die untere Seite des Kopfsegmentes bedeckende dünne Platten und sind in der Mediane durch eine deutliche Furche getrennt. Vorn seitlich am Kopfsegment setzt ein Paar Antennen an und dorsal etwas nach hinten zu eine unpaare mediane Antenne; vorn lateral finden sich zwei größere, etwas dahinter mehr dorsal und median 2 kleinere Augen und ferner an der Unterseite zweier lateraler Polster Wimperepithelien, die sogenannten Nackenorgane.

Dem folgenden Tentakelsegment fehlen ebenfalls Parapodien mit Borsten, es trägt nur seitlich zwei Paar sensible Anhänge.

Das erste borstentragende Segment dagegen besitzt ein Paar ventrale Parapodialwülste und ein Paar wohlausgebildete Dorsalzirren, es zeigt somit die typische Gestalt der Autolyteensegmente. Nach dem Hinterende zu werden die Körpersegmente kleiner und kleiner und auch entsprechend die Parapodien, aus denen dann nur ein oder zwei kleine Borsten hervorragen. Schließlich trifft man gewöhnlich auf Segmente ohne Parapodien und Borsten, die erst in Ausgestaltung begriffen sind. Dieses vor dem Schwanzende gelegene Stück ist also eine Wachstumszone, von

der aus nach vorn zu neue Segmente entwickelt werden. Ist das Wachstum beendet, so tragen alle Segmente Borsten, doch findet man solche Tiere verhältnismäßig selten.

Den Abschluß des Körpers bildet das Analsegment, das Pygid. Es ist älter als die vorhergehenden Segmente, deren Entstehung auf die unmittelbar vor ihm gelegene Wachstumszone zurückgeht. Parapodien und Borsten fehlen ihm, aber es trägt gewöhnlich ein Paar Zirren.

Der Vorderdarm des Muttertieres ist stark differenziert. Wie bei den Autolyteen (Fig. 57, 58) trifft man einen einziehbaren Pharynx, der am Vorderende einen Kranz von etwa 20 Zähnen trägt, innen mit Chitin ausgekleidet ist und eine Schleife bildet. Ihm folgt der stark muskulöse Proventriculus, der bei *Procerastea* im 5. bis 6. Segment endet und dessen Lumen ebenfalls durch eine Chitinschicht begrenzt ist.

Stolobildung: Hat das Muttertier eine bestimmte Größe erlangt, so bildet sich mit größter Regelmäßigkeit am Vorderende des 14. Segmentes der Stolokopf. (Fig. 9 und 38.) Zuerst zeigt sich ein schmaler Wulst (Fig. 49), an dem später die Antennen und Tentakeln knospen und 4 Augen erscheinen. (Fig. 50 und 51.) Kurz bevor sich der Stolokopf entwickelt, zeigen die Segmente hinter dem 14. die ersten Anzeichen der Gestaltänderung. Der kurze durchscheinende Wulst (Fig. 8) an der hinteren dorsalen Biegung der Segmente beginnt zu wachsen und gleichzeitig das unter ihm gelegene Polster. So entsteht an jedem dieser Segmente ein Paar Dorsalzirren und ein Paar dorsaler Parapodialäste, die zu Trägern langer Schwimmborsten werden. Die normale ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Procerastea* gehört also der einfachen paratomischen Teilung an, bei der nur ein männlicher oder weiblicher Stolo, der sich zuvor ausgestaltet hat, abgetrennt wird.

Die männliche Stoloform oder *Polybostrichus* in fortgeschrittenem Entwicklungszustande zeigt Figur 9, 38, 40.

Der weibliche Stolo oder *Sacconereis* besitzt ähnlich dem männlichen 2 Paar Augen, aber die Anhänge sind einfacher (Fig. 51 und 10). Mit dem 7. Segment beginnt die eigentliche Modifikation der Geschlechtssegmente ganz wie bei Polybostrichus. Diese Ausgestaltung nimmt nach Malaquin's Abbildung bis zum 10. Segment zu und vom 13.—20. wieder ab.

C. Teilung und Regeneration von *Procerastea*.

Das Allen vom Juli bis August 1919 und mir vom August 1920 zu Gebote stehende Material überrascht in hohem Maße durch die gewaltige Zahl regenerierter Tiere, wie sie bisher noch von keinem eigentlichen Polychäten auch nur annähernd angegeben wurde. Ja, es besteht die berechtigte Vermutung, daß sämtliche Tiere vom August 1922 mehr oder weniger ausgebildete Regenerate darstellen.

Alle nur möglichen Ausbildungsstadien sind vorhanden. Neben Bruchstücken, deren Wundverschluß gerade erfolgt, finden sich Stücke mit Regenerationskegeln (Fig. 7, 11, 15). Andere zeigen die ersten Kopf- bzw. Pygidanlagen (Fig. 16, 26), bei weiteren sind die ersten Anzeichen der Segmentierung wahrzunehmen (Fig. 4, 23, 27, 31), während bei fortgeschritteneren Regeneraten die Ausgestaltung der ältesten Segmente sich bis zur Borstenbildung vollzog und bei den hochentwickeltesten völlige Ersatzbildung der regenerierten Abschnitte stattgefunden hat.

Sofern die Regeneration nicht zu weit fortgeschritten ist, lassen sich die ursprünglichen Segmente von den neugebildeten deutlich unterscheiden. Schwierigkeiten bei der Untersuchung bieten hingegen weiterentwickelte Regenerate. Bei der Neubildung eines Schwanzendes entsteht zunächst das Pygid und vor diesem die Regenerationszone für die weiteren Segmente, die stets in unmittelbarer Verbindung mit dem Pygid bleibt. Sie liegt an derselben Stelle wie die Wachstumszone bei normaler Entwicklung, der der Wurm auch in scheinbar ausgewachsenem Zustande eine weitere Vermehrung der Segmente verdankt. Die ältesten Segmente eines regenerierten Hinterendes schließen sich also unmittelbar den ursprünglichen Segmenten, von denen die Regeneration ausging, an (Fig. 12, 17). Der Größenunterschied schwindet daher an dieser Stelle häufig schon dann, wenn man aus anderen Gründen noch mit Sicherheit behaupten kann, daß das Hinterende tatsächlich regeneriert ist. Dennoch ist es in einigen Fällen möglich, die Grenze zwischen ursprünglichen Segmenten und regeneriertem Hinterende bei fast vollendeter Wiederbildung festzulegen (Fig. 3, 14, 20). Völlig anders liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse bei regenerierten Vorderenden. Diese bleiben bis zum Vollersatz des verlorenen Teiles kenntlich, da die Regenerationszone hier in direkter Berührung mit den ursprünglichen Segmenten steht und so an der Grenzstelle zum regenerierten Abschnitte eine ins Auge fallende Größendifferenz der Segmente zutage tritt (z. B. Fig. 25, 19). Vorgerücktere Regenerate, die aus Mittel- oder Schwanzstücken hervorgingen, bieten also, wie aus obiger Darstellung ersichtlich ist, zumeist das gleiche Bild. Aus diesen Gründen konnten bei den statistischen Zusammenstellungen (Tabelle II) unter den regenerierten Mittelstücken nur deutlich erkennbare Exemplare aufgeführt werden.

Tabelle 1.
Vollständige Tiere.

Stolokopf	0	I	II	III	fragl.	Summe
Anzahl	3	4	3	3	3	13 + 3
%	23	31	23	23	—	100

Tabelle 2.
Anzahl der Regenerate aus Kopfstücken, die über 13 Segmente umfassen.

Zahl der urspr. Segm.	Stolokopf — Stadium 0	I	II	III	Summe	Figur
16	1	11	35	7	54	7—9
19		3		1	4	10
20		1			1	
22			1		1	
34			1		1	
Summe	1	15	37	8	61	
%	2	25	61	12	100	

Tabelle 3.
Anzahl der Mittelstücke mit Stolokopf.

Zahl der urspr. Segm.	Stolokopf — Stadium I	II	III	Summe	Figur
5	7	5	—	12	26—29
9			1	1	
10	1			1	
Summe	8	5	1	14	
%	57	36	7	100	

1. Teilung.

a) Entwicklungszustand der Tiere vor der Teilung.

In den bisher aufgeführten Merkmalen stimmt das Material Allen's völlig mit dem vorliegenden überein; dennoch besteht ein grundlegender Unterschied, sobald man den Entwicklungszustand der Tiere vor der Teilung einer näheren Untersuchung unterzieht. Allen gibt an: „Alle zu den Experimenten benutzten Würmer waren in voll erwachsenem Zustande, in dem die Modifikationen der Segmente, die von der Bildung des Stolo herrühren, schon eingeleitet waren, obwohl der Stolokopf selbst noch nicht zu knospen begonnen hatte." Im Gegensatz hierzu stammt die große Mehrzahl der von mir beobachteten Regenerate von Tieren, die wesentlich weiter entwickelt waren und im Begriff standen, einen Stolokopf zu bilden. Um ein klares Bild von den Ausbildungsgraden der Stoloköpfe geben zu können, habe ich sie folgendermaßen unterschieden:

Stolokopf I: dicker Dorsalwulst angelegt (Fig. 49),
„ II: mit deutlichen Antennen, Tentakeln und Augenflecken (Fig. 50 und 51),
„ III: fast vollentwickelt, Antennen und Tentakeln zum Teil oder völlig spiralig gewunden, Augen groß *(Sacconereis,* Fig. 10), *(Polybostrichus,* Fig. 52).

Die Untersuchung der vermutlich vollständigen Individuen zeigt das in Tabelle 1 zusammengestellte Ergebnis. 77% sind also in Stolonisation begriffen.

Einen noch deutlicheren Einblick in den Entwicklungszustand der Tiere im Augenblick der Teilung gewähren die Kopfstücke (Tabelle 2), die mehr als 13 borstentragende Segmente des Stammtieres und somit auch gegebenenfalls den Stolokopf enthalten. Die Tabelle 2 läßt mit unzweifelhafter Deutlichkeit erkennen, daß sämtliche dieser Tiere, zu denen die Kopfstücke gehörten, mit nur einer Ausnahme in Stolonisation begriffen waren. Man könnte nun allerdings den Einwand erheben, die Teilung werde durch den eingeleiteten Vorgang der Geschlechtstierbildung gehemmt, weiter nach vorn vorzuschreiten, während die jüngeren, nicht stolonisierenden Exemplare in vollem Umfange zerfielen, und man bekäme daher durch die oben getroffene Auswahl ein falsches Bild. Daß dem nicht so ist, beweist neben späteren Ausführungen eine Anzahl regenerierter Mittelstücke (Tabelle 3), die an einem der alten Segmente einen Stolokopf tragen.

Aus der Tatsache, daß die regenerierenden Kopfstücke stolonisierenden Würmern entstammen, muß man das gleiche für alle übrigen Teilstücke folgern.

Man wird also richtig gehen, anzunehmen, daß sich die Stammtiere des Helgoländer Materials vom August 1920 fast ausnahmslos bei Eintritt der Teilung in Stolonisation befanden.

Das Allen'sche Material scheint mehr den Helgoländer Tieren, die zu derselben Zeit, im November 1919 am Ostdamm II gesammelt wurden, zu ähneln. (Anhang Tabelle VII.) Letztere belaufen sich auf nur 16 vollständige Individuen und 7 Regenerate, von denen 3 aus Kopf-, 2 aus Mittel- und 2 weitere aus Schwanzstücken entstanden. Obwohl die vollständigen Tiere im Mittel 53 borstentragende Segmente zählen, also 4 Segmente mehr als die vom August 1920, so tragen doch nur 17% Stoloköpfe, und unter den Regeneraten findet sich sogar nicht ein einziges mit einer Stolokopfanlage, obwohl 3 derselben das 14. Segment des Stammtieres und 2 weitere über 50 borstentragende Segmente enthielten.

Wegen dieser anderen Beschaffenheit sollen daher die Objekte vom November 1919 bei den späteren Betrachtungen nicht berücksichtigt werden.

b) Gesetzmäßige Lage der Zerfallsgrenzen.

Bei der ersten Durchsicht des Helgoländer Materials fiel es auf, daß die Regenerate aus Kopfstücken (Fig. 1 bis 10) (Tabelle I) mit wenigen Ausnahmen immer wiederkehrende Zahlen ursprünglicher Segmente aufwiesen. Am häufigsten waren solche mit 9, 11, 13 und 16 alten Segmenten vertreten, und zwar umfaßten beinahe alle Stücke mit Stolokopf 16 ursprüngliche Segmente. Bei diesen hatte sich also die Teilung des Muttertieres hinter dem 3. Geschlechtssegment vollzogen. Im einzelnen gibt Tabelle 4 Aufschluß.

Bei den ursprünglichen Segmenten der aus Mittelstücken gebildeten Regenerate trat die Zahlenkonstanz nicht mit dieser Deutlichkeit zutage, wenngleich Teilstücke mit 3 und 4 Segmenten bei weitem überwogen. (Tabelle 5.)

Schon Tabelle 4 läßt vermuten, daß die Zahlenkonstanz der ursprünglichen Segmente auf einer Gesetzmäßigkeit der Teilung der Tiere beruht. Das Studium erwachsener vollständiger Tiere schaffte hierüber Klarheit. Bei fast allen zeigte sich mehr oder weniger deutlich eine größere oder geringere Anzahl von Einschnürungen, die an bestimmten Segmentgrenzen auftraten, so daß man den Eindruck gewann, der Körper von *Procerastea* baue sich aus Segmentgruppen auf (Fig. 48). Auf den Kopf des Stammtieres mit 7 Segmenten folgen nämlich stets 3 Gruppen zu je 2 Segmenten, dann 3 Gruppen zu je 3 und darauf mehrere Gruppen zu je 4 Segmenten, an die sich wieder solche zu je 3 Segmenten anschlossen. Der Stolokopf knospt also hinter den Gruppen zu je 2 Segmenten über dem ersten Segment der ersten dreisegmentigen Gruppe.

Diese Ergebnisse decken sich völlig mit den Untersuchungen Allen's an jugendlichen Tieren. Da er lebende Objekte zur Verfügung hatte, regte er diese durch Reizstoffe und auch Kamelhaarborsten zur Teilung an, die sich unter dem Bilde der Autotomie bzw. Architomie vollzog, und konnte daher ein vollständigeres Schema der gesetzmäßigen Lage der Teilungsgrenzen in folgender Formel geben:

Kopf 7 + 2 + 2 + 2 + 3 + 3 + 3 + 4 + 4 + 4 + 4 (+ 4) + 3 + ... P.

(+ gibt die Bruchstellen an, die Ziffern deuten die Segmentzahlen der entstehenden Gruppen an.)

Bei Angabe der Ordnungszahlen[1]) der Segmente im Körper des Stammtieres lautet die Formel:

(K bis 7) + (8, 9) + (10, 11) + (12, 13) + (14 bis 16) + (17 bis 19) + (20 bis 22) + (23 bis 26) + (27 bis 30) + (31 bis 34) + (35 bis 38) usw.

Ich bin jedoch der Ansicht, daß die Zahl der 4segmentigen Gruppen noch stärker, als Allen feststellte, schwankt.

c) Die Teilung der einzelnen Körperabschnitte.

Beim Vergleich dieser Formel mit Tabelle 4 besteht kein Zweifel darüber, daß der Zerfall der Tiere im Freien gerade an den Segmentgrenzen eintritt, die durch Einschnürungen gekennzeichnet sind. Der Stolonisationsbeginn bewirkt also in keiner Weise eine Änderung des Teilungsschemas. Meist kommen jedoch nicht sämtliche Segmentgruppen von dem Minimalkopfstück mit 7 borstentragenden Segmenten zur Abtrennung, und so entstehen Kopfstücke mit 9, 11, 13, 16 und mehr borstentragenden Segmenten.

Wenn auch bezüglich der Segmentzahl der Kopfstücke völlige Übereinstimmung mit Allen's Beobachtungen besteht, so weicht doch die jeweilige Häufigkeit recht bedeutend ab.

In erster Linie fällt in Tabelle 4[2]) der wesentliche Unterschied der prozentualen Häufigkeit der 13segmentigen Kopfstücke ins Auge. Bei Allen's Material liegt an dieser Stelle ein Häufigkeitsmaximum mit 32%, und er bemerkt, daß diese Erscheinung zu erwarten war, wenn *Procerastea* Stolonen hervorgebracht hatte, weil hinter dem 13. die Trennung des Stolo vom Stammtier erfolgt. Im Gegensatz hierzu weisen die Helgoländer Regenerate aus 13segmentigen Kopfstücken ein Häufigkeitsminimum mit 4% auf. Eine hinreichende Erklärung hierfür kann man aus der Feststellung Allen's folgern, daß sich regenerierte Tiere niemals unmittelbar vor und hinter der Wachstumszone eines regenerierten Vorderendes teilen. Bei den Helgoländer Tieren findet sich nun am Vorderende des 14. Segmentes stets eine mehr oder weniger entwickelte Kopfanlage des Stolo in Gestalt einer dorsalen Wucherung.[3]) Vielleicht genügt es, in der Kopfanlage ein mechanisches Hindernis für die Trennung hinter dem 13. Segment zu erblicken. Wie dem auch sei, so besteht doch kein Zweifel, daß man die Stolokopfanlage als Ursache für den Teilungsausfall ansprechen muß.

Da sich die oben angeführte Bemerkung Allen's über den Entwicklungszustand der von ihm untersuchten Tiere nur ein einziges Mal nach den erwähnten Teilungsexperimenten mit vollständigen Tieren findet, so könnte man noch im Zweifel sein, ob sie für sein gesamtes Material verbindlich ist, und es ließe sich, zumal er den Beginn der Modifikationen von Geschlechtssegmenten beobachtete, vermuten, daß an lebendem Material die im ersten Stadium befindlichen Kopfanlagen weniger deutlich hervortraten. Entgegen solchen Einwänden zeigt das Häufigkeitsmaximum der 13segmentigen, daß in dem Allen'schen Material keine Stoloköpfe vorhanden waren und diese Tiere also wesentlich jugendlicher waren als die von Helgoland.

Infolge der Teilungshemmung durch die Stolokopfanlage verbleibt im Helgoländer Material hinter den 13 Segmenten die nächste Segmentgruppe zu 3 Segmenten, und so erklärt sich das bedeutende Maximum der 16segmentigen Kopfstücke. Um einen weiteren Vergleich mit dem Plymouth-Material zu ermöglichen, muß man also beiderseits die 13- und 16segmentigen Kopfstücke zusammenfassen, und es ergibt sich dann die höchst überraschende Tatsache, daß trotz eingeleiteter Stolonisation der Teilungsvorgang nicht im geringsten gehemmt wird, sondern sich sogar intensiver vollzieht, finden sich doch

von	den	11segmentigen	Kopfstücken	24%	gegenüber	11%
„	„	9-	„	„	11%	„	5%
„	„	7-	„	„	3%,		

während diese im Allen'schen Material fehlen. Hingegen sind von Kopfstücken mit mehr als 16 Segmenten nur 6% gegenüber 15% vorhanden. Durch diese Feststellung wird gleichzeitig der obige Einwand, daß man durch die in Tabelle II getroffene Auswahl ein einseitiges, falsches Bild über den Entwicklungszustand der Tiere bekäme, entkräftet.

---

[1]) Die in ( ) angeführten Zahlen geben auch im folgenden die Ordnungszahlen der Segmente einer Gruppe an.

[2]) Von dem Helgoländer Material wurden in Tabelle 4 entsprechend der Auswahl Allen's nur diejenigen Kopfstücke aufgeführt, die ein Regenerat erzeugten. Um bessere Vergleichszahlen zu gewinnen, sind unter den faktischen Zahlen die der prozentualen Häufigkeit der Gruppen bezogen auf 100 Kopfstücke, angegeben.

[3]) Zweifellos wird durch diese in ähnlicher Weise eine Bindung zwischen dem 13. und 14. Segment bewirkt, wie durch die Regenerationszone von Vorderregeneraten und daher eine Teilung an dieser Stelle verhindert. Völlig identifizieren darf man freilich diese beiden Erscheinungen nicht, will man nicht etwa annehmen, daß sich das 13. Segment, wenn auch nicht anatomisch, so doch zum mindesten physiologisch an dem Aufbau des Stolokopfes beteiligt, denn die Regenerationszone eines Vorderendes verdankt zwar ähnlich wie die Stolokopfanlage ihren Ursprung dem folgenden Segmente, von dem es dauernd Stoffzufuhr erhält, nach vorn zu geht aber von ihr die Bildung neuer Segmente aus, während sich zwischen Stolokopf und 13. Segment eine solche Beziehung nicht findet.

Die Untersuchung der Mittelstücke (Anhang Tabelle II)[4]) ergänzt und bestätigt weiter die obigen Ausführungen über die Gesetzmäßigkeit der Teilungsvorgänge.

Wie die Tabelle 5 erkennen läßt, trifft man die 3- und 4segmentigen Mittelstücke im Helgoländer und Allenschen Material am häufigsten, was nach Zahl und Lage der im vollständigen Wurm enthaltenen Segmentgruppen zu erwarten war. Weniger zahlreich sind die 2segmentigen Stücke vertreten. Diese Erscheinung wird hinreichend durch die Tatsache geklärt, daß die Ablösung von den Minimalkopfstücken meist unterbleibt. Allen vermutet, diese kleinen 2segmentigen Exemplare übersehen zu haben. Dem ist jedoch entgegen zu halten, daß sich bei ihm auch entsprechend weniger Kopfstücke mit 7, 9 und 11 Segmenten fanden und diese Erscheinungen völlig im Einklang stehen.

Mittelstücke höherer Segmentzahl wurden mit Ausnahme der 5segmentigen relativ wenig beobachtet. Ebenso wie Segmentgruppen mit den Minimalkopfstücken in Verbindung blieben, haben hier 2 oder mehrere Gruppen unter sich den Zusammenhang bewahrt. Am deutlichsten sprechen hierfür die 5segmentigen Stücke des Helgoländer Materials. 12 Stück von 15 tragen am dorsalen Vorderende des 3. Segmentes einen Stolokopf (Fig. 26—29, Anhang Tabelle IIb). Da dieses Segment mit Sicherheit als das 14. des ursprünglichen Tieres anzusehen ist, müssen sich die Stücke aus der letzten 2- und der ersten 3segmentigen Gruppe aufbauen. Sie umfassen also Segment 12—16 des

Tabelle 4.
Kopfstücke.

Zahl der urspr. Segm.	**7**	**9**	**11**	**13**	14	15	**16**	18	**19**	20	21	**22**	24	**26**	34
Anzahl der Regenerate von Helgoland	3	12	25	4	—	1	54	—	3	—	—	1	—	—	1
Anzahl der Regenerate von Plymouth	—	*3*	*7*	*21*	*1*	*3*	*19*	*2*	*3*	*1*	*1*	*1*	*1*	*2*	—
Prozentzahl der Regenerate von Helgoland	3	11	24	4	—	1	52	5							
Prozentzahl der Regenerate von Plymouth	—	*5*	*11*	*32*	*2*	*5*	*29*	*15*							

Tabelle 5.
Mittelstücke.

Zahl der urspr. Segm.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	14
Anzahl der Regenerate von Helgoland	7	44	35	15	3	—	2	1	2	2
Anzahl der Regenerate von Plymouth	*1*	*63*	*68*	*8*	*4*	*3*	*5*			
Prozentzahl der Regenerate von Helgoland	6	40	32	13	3	—	2	1	2	2
Prozentzahl der Regenerate von Plymouth	*1*	*41*	*45*	*5*	*3*	*2*	*3*			

[4]) Es konnten zu dieser Betrachtung, wie oben begründet wurde, nur diejenigen Objekte herangezogen werden, bei denen sich die ursprünglichen Segmente deutlich durch Größenunterschiede kennzeichneten, und daher fehlen alle die, welche man infolge weiterer Entwicklung des Hinterendes nicht mehr von den Regeneraten aus Schwanzstücken unterscheiden kann. Zweifellos bestehen gegenüber einer Verwendung dieser Auswahl für statistische Zwecke berechtigte Bedenken. Handelt es sich jedoch darum, die prozentuale Häufigkeit der Mittelstücke nach ihrer Segmentzahl zu vergleichen, so wird das Bild kaum eine wesentliche Änderung erfahren, werden doch durch das Ausscheiden weiter entwickelter Regenerate alle Gruppen um eine ihrer Häufigkeit entsprechende Zahl verringert.

ursprünglichen Tieres. Hier liegt dieselbe Erscheinung wie bei den 16segmentigen Kopfstücken vor, die Kopfanlage wirkte hemmend auf die Teilung der Gruppen. Das gleiche trifft für ein Regenerat aus 9 Segmenten (Nr. 253 Fig. 41)[5]), das am 7. eine Stolokopfanlage erkennen läßt, und ein Bruchstück und ein Regenerat aus 10 Segmenten (Nr. 254 und Nr. 255), die am 5. Segment eine Stolokopfanlage tragen, zu. Das 9segmentige Mittelstück bildete Segment 8—16, die Segmente der letzteren hatten vermutlich die Ordnungszahlen 10—19 im Stammtier. Alle drei bestehen also aus je 4 Segmentgruppen.

Regenerate aus 3segmentigen Mittelstücken, die am dorsalen Vorderende einen Stolokopf tragen, wurden nicht angetroffen, und man muß demgemäß folgern, daß Stücke, die das 14.—16. Segment umfassen, im Helgoländer Material ganz fehlen, denn zu einem Teil sind sie in den 16segmentigen Kopfstücken, zum andern in den 5segmentigen Mittelstücken enthalten. Auf die Zusammensetzung der 6- und mehrsegmentigen Teilstücke weisen zum Teil Einschnürungen hin. So läßt sich erkennen, daß ein 6segmentiges (Nr. 222) 3 Gruppen zu 2, drei 8segmentige (Nr. 227, 228, 229) Stücke 2 Gruppen zu 4 und ein 10segmentiges Stück 2 Gruppen zu 3 und eine zu 4 Segmenten umfassen.

Die hohe Zahl der 5segmentigen Stücke im Helgoländer Material, nämlich 14% gegenüber nur 5% im Allen'schen spricht wiederum dafür, daß die Allen'schen Tiere jugendlicher waren und ihnen Stoloköpfe fehlten.

Ebenfalls läßt der Vergleich der prozentualen Häufigkeit der Mittelstücke erkennen, daß durch die beginnende Stolonisation das Teilungsvermögen in keiner Weise beeinträchtigt wird. Im Gegenteil läßt die größere Zahl der 2- und 5segmentigen Stücke auf eine Erhöhung desselben im vorderen Abschnitte des Tieres schließen.

Die Schwanzstücke lassen sich aus oben angeführten Gründen nicht so klar analysieren, da sich unter ihnen eine große Zahl fortgeschrittener Regenerate aus Mittelstücken befindet. Immerhin kann man feststellen, daß das kleinste regenerationsfähige Schwanzstück 5 borstentragende Segmente (mit Wachstumszone und Pygid) (Fig. 30) zählt, und die Stücke im Mittel von 106 Objektiven etwas über 20 borstentragende Segmente umfassen. Tabelle III des Anhangs gewährt im einzelnen einen Überblick über diese Regenerate, von denen man die wenigsegmentigen Stücke noch am ehesten als wirkliche Schwanzregenerate ansehen kann.

Zusammenfassend ergibt sich also: 1. Die Teilung von *Procerastea* vollzieht sich unter natürlichen Verhältnissen nach demselben Schema wie bei den jugendlichen Tieren auch dann, wenn die Stolobildung schon im Gange ist. 2. Das Teilungsvermögen erfährt keine Hemmung durch die beginnende Stolonisation, der Zerfall des vordersten Abschnittes der 2segmentigen Gruppen ist sogar ein vollkommenerer. 3. Während am Minimalkopfstück meist mehrere Gruppen zu 2 Segmenten verbleiben, löst sich die mittlere Körperregion mit wenigen Ausnahmen in einzelne Segmentgruppen auf. In dem Schwanzabschnitt bewahren hingegen wieder eine größere Zahl von Segmentgruppen ihre Verbindung. Es sind im Mittel etwa 20 Segmente. Die Teilung der letzten Gruppe zu 2 und der ersten zu 3 Segmenten wird durch Vorhandensein der Stolokopfanlage verhindert.

2. Regeneration.

Obwohl das oben betrachtete im Freien gesammelte Material an und für sich bereits einen Einblick in die Fähigkeit der Regeneration von *Procerastea* gibt, so kann doch erst durch Prüfung der Minimalgröße der regenerationsfähigen Teilstücke und Bestimmung ihrer ehemaligen Stellung im Muttertier, sowie durch Untersuchung der Geschwindigkeit und der Vollständigkeit der Wiederbildung der verlorenen Teile ein klares Bild über die Regenerationsfähigkeit gewonnen werden.

a) Regenerationsintensität der Stücke verschiedener Körperabschnitte.

Aus den Allen'schen experimentellen Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit sämtlicher Gruppen der verschiedenen Körperabschnitte kann man entnehmen, daß sämtliche Stücke eines völlig in seine Einzelgruppen getrennten Wurmes (einschließlich der zu der zweiten Serie der 3segmentigen Gruppen gehörigen Stücke) Regenerate zu bilden imstande sind. Die Mindestgröße der regenerationsfähigen Kopfstücke zählte in Übereinstimmung mit dem im Freien gesammelten Helgoländer Material 7 borstentragende Segmente, (Nr. 1, 2, 3, Fig. 1), das kleinste der regenerationsfähigen Schwanzstücke gegenüber dem Helgoländer, das 5 borstentragende Segmente umfaßte (Fig. 30), dagegen 9. Dieses experimentelle Ergebnis steht also hinter den Regenerationsmöglichkeiten unter natürlichen Bedingungen zurück. Den Folgerungen, die Allen über die Regenerationsintensität aus diesen Experimenten zieht, kann ich nicht zustimmen. Zweifellos stehen der Durchführung solcher Untersuchungen sehr erhebliche Schwierigkeiten im Wege, die vor allem darauf beruhen, völlige Gleichheit der Versuchsbedingungen zu schaffen, oder aber

[5]) Die mit Nummer bezeichneten Zahlen sind die lfd. Nr. der Tabellen des Anhangs.

durch außerordentlich umfangreiche Versuchsreihen diesen Mangel durch Ermittlung von Durchschnittswerten zu beheben, denn nur dann lassen sich Ergebnisse, die eine Grundlage für weitere Schlüsse bieten, gewinnen. Die kritische Betrachtung der Allen'schen Untersuchungen zeigt nun meines Erachtens, daß ein Vergleich der Gruppen entsprechender Körperabschnitte der 4 Versuchstiere infolge zu großer individueller Verschiedenheiten nicht angängig ist, also nur Stücke desselben Stammtieres in Beziehung gesetzt werden dürfen. Damit fällt seine Folgerung, daß sich die Regeneration schneller und intensiver an den Segmenten vollzieht, die sich durch Bildung von Schwimmborsten und Dorsalzirren den lebhaftesten Modifikationen unterziehen. Setzt man nämlich entgegen seiner Betrachtungsweise die Segmentzahl der Teilstücke in Rechnung, faßt ferner die Zahl der regenerierten Segmente des Vorder-

Tabelle 6.

Untersuchung der Regenerationsgeschwindigkeit von *Procerastea* nach Allen.

Versuchstier I:

Ordnungszahl der ursprünglichen Segmente	8—9	10—11	12—13	14—16	17—19	20—23	24—27	28—31	32—35	36—39	40—42	43—45 P.
Anzahl der ursprünglichen Segmente	2	2	2	3	3	4	4	4	4	4	3	12
regen. Segmente des Vorder- und Hinterendes nach 27 Tagen	3	4	5	2	1	8	11	15	11	8	9	6
Regenerationsquotient	1,5	2,0	2,5	0,6	0,3	2,0	2,7	3,7	2,7	2,0	3,0	0,5

Versuchstier IV:

Ordnungszahl der ursprünglichen Segmente	8—9	10—13	14—19	20—25	26—27	28—35	36—39	40—42	43—45	46—51	52—54	55—63 P.
Anzahl der ursprünglichen Segmente	2	4	6	6	2	8	4	3	3	6	3	9
regen. Segmente des Vorder- und Hinterendes nach 39 Tagen	—	5	10	14	7	14	10	10	10	15	6	3
Regenerationsquotient	—	1,3	1,7	2,3	3,5	1,8	2,5	3,3	3,3	2,5	2,0	0,3

Versuchstier III:

Ordnungszahl d. ursprünglichen Segmente	10—11	12—13	14—16	17—19	20—22	23—26	27—34	35—39	40—42 P.
Anzahl der ursprünglichen Segmente	2	2	3	3	3	4	8	5	3
regen. Segmente des Vorder- und Hinterendes nach 27 Tagen	7	11	7	—	6	9	9	—	—
Regenerationsquotient	3,5	5,5	2,3	—	2,0	2,3	1,1	—	—

Versuchstier II:

Ordnungszahl d. ursprünglichen Segmente	8—9	10—11	12—13	14—16	17—19	20—22	23—30	31—33	34—42 P.
Anzahl der ursprünglichen Segmente	2	2	2	3	3	3	4	4	9
regen. Segmente des Vorder- und Hinterendes nach 36 Tagen	—	4	2	6	—	2	2	—	—
Regenerationsquotient	—	2,0	1,0	2,0	—	0,7	0,5	—	—

und Hinterendes zusammen und bildet den Regenerationskoeffizienten R für gleichaltrige Regenerate (Verhältnis der regenerierten zu den regenerierenden Segmenten, Morgulis), so ergibt sich ein ganz anderes Bild (Tabelle 6)[6]).

Bei Beachtung der eigentümlichen Gesetzmäßigkeit der Teilung könnte man der Ansicht zuneigen, daß *Procerastea* nur in solche Stücke zerfiele, die gerade hinreichend wären, einen neuen Wurm zu bilden, die Gruppen also aequipotentielle Gebilde im Sinne Driesch's darstellten; demgemäß müßte man im Gegensatz zu Allen gerade dem Vorderende eine größere Regenerationsenergie zuschreiben, da es sich ja in 2segmentige Stücke auflöst. Diese Auffassung läßt sich jedoch durch Experimente Allen's widerlegen, bei denen Einzelgruppen zu 4 Segmenten, die verletzt waren, also weniger als eine Gruppe enthielten, das verletzte Segment absorbierten und normal regenerierten, und noch überzeugender durch die Regeneration des Stückes (26, 27) von Versuchstier IV, das nur die Hälfte einer Normalgruppe umfaßte.

b) Vollständigkeit der Regenerate. Segmentgruppenfolge und Umfang.

Für Kopfstücke ist der Nachweis der vollständigen Regeneration von vornherein ausgeschlossen auf Grund der Tatsache, daß die Größe des normalen Wurmes infolge der Bildung neuer Segmente durch die unmittelbar vor dem Pygid gelegene Wachstumszone dauernd zunimmt, und demgemäß eine bestimmte Zahl von wiederzubildenden Segmenten gar nicht festgelegt werden kann. Immerhin zeigt sich aber, daß die weiterentwickelten Regenerate eine der Größe des ausgewachsenen Tieres entsprechende Segmentzahl wiedererlangen. (Fig. 3, 9, 10, Tabelle I).

Unabhängig hiervon bleibt von Interesse festzustellen, ob die Gesetzmäßigkeit der Segmentgruppenfolge auch vom regenerierten Hinterende beibehalten wird. Auf Grund sehr zahlreicher Untersuchungen der Einschnürungen an den regenerierten Teilen kam ich zu dem Ergebnis, daß dieses der Fall ist, und der Nachweis, den Allen für jugendliche Tiere erbrachte, indem er Regenerate künstlich zum Zerfall anregte, auch für regenerierte Hinterenden solcher Kopfstücke Gültigkeit hat, die von stolonisierenden Tieren stammen. So sieht man z. B. hinter den 16segmentigen Kopfstücken Nr. 103 und 120 Gruppen zu 3 Segmenten, hinter den Kopfstücken Nr. 102 und 124 (Fig. 8) je 2 Gruppen zu 3 Segmenten und hinter Nr. 130 zwei Gruppen zu 3 und dann 3 Gruppen zu 4 Segmenten zutage treten, also eine Anordnung, die der normalen durchaus entspricht. Ebenso tritt hinter dem 11segmentigen Kopfstück (Fig. 5) erst eine Gruppe zu 2 Segmenten auf, der 2 Gruppen zu 3 Segmenten folgen. Bei der in Figur 3 abgebildeten *Procerastea,* die 9 Kopfsegmente zählte und 39 borstentragende Segmente regenerierte, scheint durch langsamere Konservierung der Teilungsprozeß eingeleitet zu sein. Im regenerierten Hinterende sind 2 Gruppen zu je 2, dann 3 zu je 3 und ferner 3 Gruppen zu je 4 Segmenten festzustellen. Der Wiederaufbau des Wurmes durch Kopfstücke erfolgt also nach demselben Schema wie der des ursprünglichen Tieres und erleidet durch die eingeleitete Stolonisation keine Störung.

Bei der Untersuchung der Mittelstücke auf die Vollständigkeit der Neubildungen erhebt sich eine neue Schwierigkeit in der Unmöglichkeit, unmittelbar die genaue Lage des Teilstückes im Stammtier angeben zu können, da sich ja stets 3 oder mehr gleichzählige Segmentgruppen aneinander reihen. Nun zeigt sich aber, daß die regenerierten Hinterenden eine der ursprünglichen Anordnung entsprechende Gruppenfolge aufweisen, wie z. B. Nr. 146, Fig. 14 erkennen läßt, und so scheint es im Hinblick auf die Feststellungen an Kopfstücken berechtigt, aus dieser auf die ehemalige Lage des Mittelstückes zu schließen. Folgt z. B. wie hier auf ein 2segmentiges Mittelstück noch eine Gruppe zu 2 Segmenten, so darf man es als Segment (10—11) des Stammtieres ansprechen. Für 4segmentige Teilstücke versagt allerdings selbst dieser Weg, da die Zahl dieser Gruppen unbestimmt ist.

---

[6]) Zwar ist scheinbar dennoch ein Maximum der Regenerationsintensität bei Versuchstier I nach 23 Tagen festzustellen, doch waren Gruppe (14—16) (R : 0,6) und (17—19) (R : 0,3) lädiert und somit für eine Bezugnahme unbrauchbar. Außerdem bildeten die Segmente (20—23) (R : 2,0) eine anormale Gruppe, die nach Allens eigener Angabe durch die Regeneration des vor dem 20. Segment gelegenen Abschnittes erklärt wird, so daß schon allein dieser Umstand zur Genüge eine klare Beurteilung beeinträchtigt. Berücksichtigt man aber, daß die vorderen Segmente nur 2, die mittleren jedoch 4 Segmente umfassen, so kann man, auch ungeachtet aller anderen Einflüsse, lediglich bei Gruppe (28—31) ein Mehr an regenerierten Segmenten rechtfertigen (R : 3,8). Die Bewertungen der Ergebnisse von Versuchstier IV weichen stark voneinander ab. Entgegen den Allenschen Maxima der Regenerationsgeschwindigkeit bei Gruppe (20—25) und (28—35) mit je 14 regenerierten Segmenten müssen solche bei der 2segmentigen Gruppe (26—27) (R : 3,5) und den Gruppen (40—42) und (43—45) (R : 3,3) festgestellt werden. Sollte man geneigt sein, den allgemeinen Folgerungen Allens bisher dennoch zuzustimmen, so werden diese durch die zwei weiteren Versuchsreihen völlig in Frage gestellt, denn bei Versuchstier III bildete die 2segmentige Gruppe (12—13) (R : 5,5) des ungeschlechtlichen Abschnittes in derselben Zeit (27 Tage) 11 (borstentragende) Segmente, in der das 8segmentige Stück (27—34) (R : 1,1) nur 9 Segmente ersetzte. Ebenso tritt bei Versuchstier II die Regenerationsintensität des die Geschlechtssegmente bildenden Abschnittes sogar ohne Rücksicht auf die Segmentzahl gegenüber dem vorderen ungeschlechtlichen Ende zurück. Demzufolge erscheinen mir die Experimente Allen's zur Beurteilung der Regenerationsintensität der Einzelgruppen unzureichend.

Eine vom Kopf aus beginnende Prüfung der regenerierten Vorderenden von Mittelstücken und Schwanzstücken ergibt, daß auch hier das Schema des Baues gewahrt bleibt, soweit eine weitere Ausbildung des Regenerates vorliegt. Das konservierte Helgoländer Material bietet also eine Bestätigung dafür, daß für die regenerierten Vorderenden von Teilstücken stolonisierender Tiere dieselben Erscheinungen gelten (Fig. 34, 36, u. a.), die Allen an lebenden Objekten eingehend studierte. Im näheren sei daher auf Allen's ausführliche Darstellungen verwiesen.

Allen kommt zu dem Ergebnis, daß die Bruchstücke im regenerierten Tier ihre ursprüngliche Lage wiedererlangen. Ohne Zweifel trifft dieses im großen und ganzen in Analogie zu den mit Plattwürmern vorgenommenen Experimenten zu (Fig. 14). Dennoch muß ich bemerken, daß bezüglich der Vollständigkeit regenerierter Vorderenden sehr zahlreiche Abweichungen Platz greifen. Auffälligerweise führt Allen selbst nur 2 Objekte (Nr. 157 und 57) an, die jeglichen Einwand ausschließen, alle übrigen beanspruchen eine mehr oder weniger umfangreiche Deutung, die Allen fast durchgängig durch Nichtvollendung der Neubildung oder Absorption verletzter Segmente zu geben sucht.

Das vorliegende Material enthält nun eine Reihe von Teilstücken, deren Herkunft sich mit absoluter Sicherheit durch Vorhandensein eines Stolokopfes am dorsalen Vorderende eines Segmentes bestimmen läßt, denn dieses Segment war das 14. des Stammtieres (Anhang Tabelle IIb). In erster Linie handelt es sich um die oben erwähnten 5segmentigen Stücke, die am 3. Segment einen Stolokopf besitzen, also die Ordnungszahl 12—16 im Stammtier einnahmen. Von 7 wohlentwickelten Regeneraten haben nicht weniger als 4 bereits ein Segment zuviel angelegt (Nr. 240, 243, 244, 245), während nur bei einem die Regeneration des Vorderendes mit dem 11. Segment abgeschlossen zu sein scheint, (Nr. 241, Fig. 28). Ferner hat ein Mittelstück mit 9 borstentragenden Segmenten (253, Fig. 41), die durch die Lage des Stolokopfes als (8—16) des Stammtieres gekennzeichnet sind, anstatt 7 Segmenten 9 wiedergebildet, also eine Gruppe zu 2 Segmenten zuviel. Ähnliches gilt für ein 10segmentiges Mittelstück (Nr. 255), das im Stammtier die Ordinalzahl 10—19 besaß und anstatt 9 sogar 11 Segmente, also 2 Gruppen zu 2 zuviel entwickelte.

Allem Anschein nach gehört die Überproduktion von Segmenten in dem ungeschlechtlichen Abschnitte des Wurmes, der bis zum 13. Segment reicht, zu außerordentlich häufigen Erscheinungen, sobald die Neubildung von einem Segment dieses Abschnittes ausgeht, weisen doch auch 2 Regenerate von 2segmentigen Mittelstücken (Nr. 146, Fig. 14 und Nr. 147) bereits 10 regenerierte borstentragende Segmente nach vorn zu auf, obwohl sich an sie noch die eine Gruppe zu 2 Segmenten anschließt. Bei Nr. 146 Fig. 14 folgt sogar ein Stolokopf, so daß jeder Irrtum über die Stellung der ursprünglichen Segmente als (10, 11) im Stammtier ausgeschlossen ist. Ein anderes 2segmentiges Stück Nr. 145 Fig. 13 zählt am regenerierten Vorderende 12 statt 11 Segmente. Mithin ist auch in diesen Fällen ein Segment zuviel ersetzt worden. Ob die Regeneration des 4. und letzten der weiterentwickelten 2segmentigen Stücke, das einschließlich der borstenlosen nach vorn 9 Segmente bildete und dem eine Gruppe zu 2 Segmenten folgt, damit seine Regeneration abgeschlossen hat, ist immerhin fraglich.

Diese Hyperregenerate sind vor allem deshalb beachtenswert, weil bei der Regeneration der Polychäten selten überzählige häufig aber unvollkommene Ersatzbildungen (Michel, Malaquin) festgestellt wurden.

Für die Annahme, daß die Regeneration der Segmentgruppen solange fortschreitet, bis sie im regenerierten Tier dieselbe Lage einnehmen wie in dem ursprünglichen, erbringt Allen noch einen weiteren Beweis. Die regenerierten Vorderenden von 4segmentigen Stücken erlangen im Durchschnitt mehr Segmente als die von 3segmentigen, im Gegensatz zu den regenerierten Hinterenden, wo das Umgekehrte der Fall ist. Diese Beobachtung steht mit der Tatsache im Einklang, daß die Gruppen zu 4 Segmenten (23—38) hinter der ersten Region derer zu 3 Segmenten (14—22) liegen, die wie die hohe Zahl langer Schwanzstücke zeigte, weit häufiger zur Teilung gelangt, als die 2. Region der 3segmentigen Gruppen (39—P). Demgemäß muß man unter der Voraussetzung, daß die Regeneration beim richtigen Segmente Halt macht, alle die Tiere, die mehr als 19 Segmente oder 19 Segmente und eine Wachstumszone im regenerierten Vorderende und ein verhältnismäßig kurzes Hinterende enthalten, der 2. Region der 3segmentigen Gruppen zurechnen.

Diese Relation zwischen der Länge des regenerierten Vorder- und Hinterendes läßt sich auch zahlenmäßig fassen. Im Interesse weiterer Vergleichsmöglichkeiten schließe ich mich der Allen'schen Formulierung an, der die Quotienten aus der Zahl der borstentragenden Segmente des regenerierten Hinterendes H und der Summe der regenerierten Segmente des Vorder- und Hinterendes S also H/S . 100 bildete. Diese Werte sind auch in den anliegenden Übersichtstabellen über das untersuchte Material angegeben. (Tabelle II d. Anhangs). Zur Auswertung dieser Größen scheint es mir geraten, die Lage der Segmentgruppen eines normal gebauten Tieres durch entsprechende Quotienten zu charakterisieren. Legt man der Berechnung einen Wurm von 52 borstentragenden Segmenten zugrunde, eine Länge, die als Mittel der Durchschnittslänge der vollständigen Helgoländer Tiere (51 b. Segmente) und der Allen-

schen (53 b. Segmente) gewonnen wurde, und setzt die Zahl der 4segmentigen Gruppen auf (3), —4, —(5) fest, so liegen die Quotienten Q für

2segmentige	Stücke	zwischen 86 u. 78
5	„	„	(12—16) auf 76
3	„	„	I. Region zwischen 72 u. 60
4	„	„	zwischen 52 u. (36) 28 (20)
3	„	„	II. Region zwischen (30)22 (14) u. 5.

Fast durchgängig bleiben die faktischen Quotienten hinter den theoretischen weit zurück, und zwar umso stärker, je geringer der Ausbildungsgrad des Regenerates ist. Das Hinterende erfährt also zunächst einen relativ langsameren Ersatz als das Vorderende, eine Feststellung, die sich mit denen Gravier's an Regeneraten von *Syllis gracilis* deckt. Die schnellere Ausgestaltung des Vorderendes ist offenbar für das Regenerat von Wichtigkeit, denn umso eher kann es durch die Nahrungsaufnahme die nötigen Stoffmengen für die Neubildungen von außen herbeischaffen. Da sich jedoch die faktischen Quotienten den theoretischen mit zunehmendem Wachstum des Regenerates nähern und für die Regenerate aus Teilstücken des vorderen Körperabschnittes durchschnittlich größer sind, als für die des hinteren, so kann man sich mit Recht Allen's Ansicht anschließen.

Exemplar Nr. 182 (Q : 27), Nr. 183 (Q : 31) und Nr. 185 (Q : 27) wird man wegen auffallend niedriger Quotienten als Regenerate von 3segmentigen Stücken der II. Region ansehen müssen, haben doch auch die regenerierten Vorderenden die maximale Segmentzahl von 19 Segmenten überschritten. Sicherlich muß man auch hierzu Regenerat Nr. 162 und 162a (Fig. 21 und 22) zählen. Die Objekte Nr. 201a (Q : 70) und Nr. 201b (Q : 79) mit 4 alten Segmenten erkennt man wegen ihrer hohen Quotienten als Regenerate aus Doppelgruppen zu je 2 Segmenten (10—13), da diese Quotienten mit dem theoretischen des vorderen ungeschlechtlichen Körperabschnittes recht gut übereinstimmen, nicht hingegen mit dem der 4segmentigen Gruppen. Abgesehen davon deutet eine Einschnürung nach dem 2. Segment bei Exemplar Nr. 201b auf diese Lage hin. In Ergänzung der obigen Betrachtung über Mehrbildungen kann man feststellen, daß auch bei diesem Exemplar im regenerierten Vorderende ein Segment zuviel entwickelt wurde, denn die Doppelgruppe (10, 11) (12, 13) dürfte normal nach vorn zu nur 9 Segmente ergänzen.

Obwohl sich unter den Schwanzstücken vollständige Regenerate von Mittelstücken befinden, so läßt sich doch auf Grund der Länge der regenerierten Teile die Ansicht rechtfertigen, daß auch die Schwanzstücke bis zur vollständigen Wiedererlangung der ehemaligen Größe heranwachsen. Selbst das kleinste beobachtete 5segmentige Stück (Nr. 256 Fig. 30) hat bereits 23 borstentragende Segmente und das 8segmentige (Nr. 258) 26 borstentragende Segmente wiedergebildet.

Im Vergleich zu den Allen'schen Ergebnissen muß abschließend betont werden, daß die Regeneration der Helgoländer Würmer, was die Bildungsfähigkeit der ursprünglichen Segmente als auch den Umfang der wiedergebildeten Teile angeht, keine Hemmung durch die bereits eingeleitete Stolonisation erfährt, sieht man doch, daß die 16segmentigen Kopfstücke und die 5segmentigen Mittelstücke mit Stolokopf genau so zur Regeneration gelangen, wie die Allen'schen Teilstücke der minderentwickelten Stammtiere; Regenerate von 2segmentigen Gruppen sind sogar in größerer Zahl vertreten und umfangreicher (Fig. 13 und 14), auch solche der 3segmentigen Gruppen der II. Region sind vorhanden und, während sich im Allen'schen Material kein Regenerat mit 7 Kopfsegmenten im Freien fand, enthält das Helgoländer 3 Stück (Fig. 1), die kleinsten Schwanzregenerate aber umfassen 5 (Fig. 30) und 8 alte Segmente gegenüber den kleinsten Allen's mit 9 alten Segmenten.

c) Regeneration des Stolo.

Für das Helgoländer Material drängen sich im Anschluß an diese Untersuchungen noch weitere wichtige Fragen auf. Wie verhalten sich die Teilstücke, die doch bereits in Stolonisation begriffenen Stammtieren angehörten, bezüglich der Ersatzbildung des verlorenen Stolos?

a) Sind alle Bruchstücke fähig, diesen voll und ganz zu ersetzen, auch die Stücke, die normalerweise keine Geschlechtsprodukte entwickeln, und selbst keinen Anteil an der Stolobildung nehmen?

b) Erfolgt die Umgestaltung zum Stolo sofort nach Bildung des betreffenden Abschnittes in Abhängigkeit vom Stolonisationsgrad der ursprünglichen Segmente oder erst nach völligem Abschluß der Regeneration des noch nicht in Stolonisation begriffenen Stammtieres?

Als Kennzeichen für die eintretende Stolobildung wird das Erscheinen und der Entwicklungszustand des Stolokopfes dienen, da man diesen wohl mit Recht als ein sekundäres Geschlechtsmerkmal ansprechen darf.

Zunächst sollen diejenigen Teilstücke, die dem auf die ersten 14 Segmente folgenden Körperteile entstammen, näher betrachtet werden.[7]) Bei diesen Regeneraten, sowohl denen der 3- und 4segmentigen Mittelstücke als auch denen der Schwanzstücke, müßte der Stolokopf am regenerierten Vorderende seine Entstehung nehmen.

Tabelle 7.

Stolonisationsgrad regenerierter Vorderenden.

Segmentzahl der ursprünglichen Hinterenden

Segmentzahl der regenerierten Vorderenden	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	35	37	38	39	40
15										–																										
6					–							–						–																	
7								–			=								–				–			III								
8																			–				–	–								II	I		
9								–			–							=		–	–	I	–	–	–	I			I						
10																			–	II											II				
1									–			–		–								I					II				II				
2					–		–	–									–				I	I		I											
3	–											–						I		–		I													
4						–			–			–					–			–			I												
5						+			+	–										I	I			II		II									III
6				–			+	II	–	+			=						+				I	I											
7								I										I				III												
8									I	+			I			I										I								
9														–	II																				
30																	I		II							I								
1							–					I							III															
2																	II		II															
3										III		III		–	II																			
4																																		
5																I																		
6																																		
7								I																										
8																																		
9																																		
40							+																											

Die Mittelstücke bieten ein nur unvollkommenes Material zur Beantwortung der vorliegenden Fragen, da gerade die weiterentwickelten Regenerate von den Schwanzstücken selten unterschieden werden konnten. Dennoch trifft man unter den 3segmentigen Mittelstücken der ersten Region 2 Individuen (Nr. 177, 178, vielleicht auch Nr. 179, 180) mit 18 bzw. 19 regenerierten vorderen Segmenten, an deren 14. sich die ersten Anzeichen beginnender Stolokopfanlagen als schwache dorsale Wölbung erkennen lassen. Bei 2 Objekten der 4segmentigen Stücke (Nr. 219, 220) mit 23 und 26 regenerierten vorderen Segmenten treten diese dorsalen Polster noch deutlicher in Erscheinung, und es fällt auf, daß beide Tiere gleichzeitig die höchste Gesamtsegmentzahl (u. z. 48 und 51) unter den 4segmentigen erlangt haben. Allerdings werden diese Segmentzahlen der Tiere mit regeneriertem Stolokopf von noch mehreren anderen Exemplaren erreicht (Nr. 176, 180, 181), doch konnte bei diesen infolge Kontraktion und Faltenbildungen die Prüfung auf eine Stolokopfanlage nicht einwandfrei durchgeführt werden. Bei den Regeneraten der 3segmentigen Gruppen aus der zweiten Region (Nr. 182, 183, 185) fehlt trotz der höheren Segmentzahl in regenerierten Vorderenden (22, 26 und 30 Segmente) jede Spur von Stolokopf. Es läßt sich in diesen Fällen nicht entscheiden, ob nur eine Verzögerung der Stolonisation oder ein völliger Mangel an Bildungsfähigkeit vorliegt. Auf Grund späterer Beobachtungen darf man jedoch kaum mit solchem Ausfall rechnen, obwohl die Segmentgröße dieser Tiere hinter der der stolonisierten nicht zurücksteht.

[7]) Die Gruppe (14—16) schaltet dabei so gut wie aus, da sie im Material, wie oben begründet wurde, kaum vertreten sein kann.

Ein klareres Bild in diesen Fragen liefern die Regenerate aus Schwanzstücken (Anhang Tabelle III).[8]) Sie sind in Tabelle 7 folgendermaßen zusammengestellt. Die Längsspalten enthalten Tiere mit gleicher Segmentzahl im ursprünglichen Hinterende, in den Querspalten sind diese wiederum nach der Zahl der regenerierten vorderen Segmente unterschieden. Falls keine Stolokopfanlage festgestellt werden konnte, wurde — gesetzt, war vermutlich die erste Anlage vorhanden, +, wurde sie mit Sicherheit erkannt, I, und war sie weiter entwickelt, entsprechend den obigen Angaben (S. 11), II und III.

Bei 47 Objekten ist keine Stolonisation eingetreten, während bei 59 die Stolokopfanlage bereits mehr oder weniger weit fortgeschritten ist, und die Größendifferenz der Segmente erkennen läßt, daß die Regeneration noch nicht abgeschlossen wurde (Fig. 33, 34, 36, 37). Eine Abhängigkeit des ersten Auftretens der Stolonisation von der Zahl der wiedergebildeten Segmente des Vorderendes besteht nicht, denn bei wenigersegmentigen Schwanzstücken (bis zu 20) umfaßt das regenerierte Vorderende 24 und mehr Segmente, ohne daß eine Stolokopfanlage sichtbar wird (Fig. 30). Bei den mehrsegmentigen Schwanzstücken hingegen tritt eine solche schon nach Regeneration von 19 und weniger Segmenten auf. Mit 3 Ausnahmen, die ihre Erklärung durch andere Einflüsse, geringe Größe der Segmente und Degenerationserscheinungen in der Schwanzpartie, finden, ist allerdings nach Regeneration von 26 borstentragenden Segmenten am Vorderende stets auch ein Stolokopf angelegt.

Maßgebend für den Eintritt der Stolonisation scheint vielmehr die Gesamtzahl der borstentragenden Segmente zu sein. Ordnet man nämlich die Tiere nach diesem Gesichtspunkt, so erhält man das auf Tabelle 8 angegebene Bild. Wie man sieht, sind sämtliche Objekte mit höherer Gesamtsegmentzahl zur Stolonisation übergegangen, und so kann man wohl mit vollem Recht die Ansicht vertreten, daß auch die noch nicht bis zu diesem Zustande gelangten ihn bei weiterem Wachstum erreichen.

Tabelle 8.

Entwicklung des Stolos an Regeneraten aus Schwanzstücken.

Entwicklungsstadium des Stolokopfes	Gesamte Segmentzahl des Regenerates																																		Summe	Mittl. Segmentzahl
	25	28	29	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	43	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	58	60	65				
Zahl d. Objekte ohne	1	1	2	2	3	1	5			2	2	4	2	3	2	5	2	2	2	3	2			1											47	39,1
„ „ „ mit 0								1		1	1		2		1						1	1												8	41,1
„ „ „ „ I											2	1		1			1	3		3	2	5	3	2	2	2	1	1	1	1	1			32	48,8
„ „ „ „ II																	1			2	1	1			2	4	2	3	2					18	52,0
„ „ „ „ III																											1					1		2	59,5

Nach Malaquin's und Allen's Angaben besitzt nun *Procerastea* bei Annäherung an die Fortpflanzung, wenn über dem 14. Segment eine dorsale Knospe erscheint, eine weit größere Segmentzahl, als die oben angeführten Schwanzregenerate, nämlich 54—56 borstentragende Segmente, während einige der Helgoländer Objekte bereits mit 35 bzw. 38 Segmenten — im Mittel mit (41,1 bzw.) 48,8 Segmenten — eine deutliche Kopfanlage erkennen lassen. Da es sehr fraglich ist, ob Malaquin normal entwickelte Tiere und nicht etwa Regenerate, wie Allen und auch ich es vermuten, vor sich hatte, scheint mir der Schluß, daß die Stolonisation bei dem Helgoländer Material infolge der Regeneration eher eingetreten wäre, nicht gerechtfertigt. Wohl aber bin ich in der Überzeugung, daß Malaquin auch den ersten Stadien der Kopfanlage volle Beachtung schenkte, geneigt, die Verfrühung der Stolonisation der regenerierten Helgoländer Tiere dem fortgeschrittenen Entwicklungszustande vor der Teilung zuzuschreiben.

Um der weiteren vorliegenden Frage nach Bildung der Geschlechtstiere aus ungeschlechtlichen Segmenten für die besprochenen Schwanzregenerate näherzutreten, untersuchte ich eine Reihe weiter entwickelter Stolonen auf das Vorhandensein von Keimdrüsen in den einzelnen Segmenten. Ich traf solche nur in den

[8]) Die Unmöglichkeit der Trennung der Schwanzstücke von weiterentwickelten Mittelstücken beeinträchtigt diese Untersuchung nur unwesentlich.

ersten 6 Segmenten des Stolo an (dem 14.—19. des Stammtieres); da ich es aber durchgängig mit nicht vollreifen Objekten zu tun hatte, ferner die Ermittlung der ersten Anlagen der Keimdrüsen durch die starke Entwicklung von parapodialen und ventralen Schleimdrüsen außerordentlich erschwert wird und außerdem bei der Sacconereis des Autolytus, die ganz ähnlich gebaut ist, Eier bis zu den letzten Segmenten beobachtet wurden, wage ich nicht zu entscheiden, ob nicht auch die folgenden Segmente bei *Procerastea* an der Produktion von Keimzellen teilnehmen. Diese mangelnde Grundlage schließt zur Zeit eine weitere Erörterung dieses Punktes aus und muß einer späteren Untersuchung überlassen werden.

Weiterhin bleibt festzustellen, ob und in welcher Weise die Bildung des Stolo erfolgt, sobald die Regeneration von Kopf- oder Mittelstücken ausgeht, die dem Teile des Stammtieres angehörten, der vor dem 14. Segment gelegen ist. Das Geschlechtstier müßte dann in dem regenerierten Hinterende seine Entwicklung nehmen. Bei der geringen Zahl der zu Gebote stehenden Objekte genügt es, zur Gewinnung einer Übersicht Tabelle I und II des Anhangs zu betrachten.

Immerhin zeigen die wenigen weiterentwickelten Regenerate kurzer Kopfstücke (Nr. 24 Fig. 3 — Nr. 55, 56 57), daß auch hier Stolonisation einsetzt, sobald die Segmentzzahl des gesamten Tieres eine gewisse Höhe erreicht hat. Da das größte Regenerat aus dem 7segmentigen Minimalkopfstück erst 43 Segmente umfaßt, liegt im Hinblick auf die Schwanzstücke kein Grund zu der Behauptung vor, die 7segmentigen Kopfstücke seien unfähig, bei weiterem Wachstum ebenfalls ein Geschlechtstier zu bilden.

Das Regenerat Nr. 146 (Fig. 14) aus 2 Segmenten, die, wie oben gezeigt wurde, die Ordnungszahl 10 und 11 im Stammtier besaßen, zeigt trotz der verhältnismäßig geringen Segmentzahl von 43 borstentragenden Segmenten bereits eine deutlich ausgeprägte Kopfanlage, die als dorsales Polster über dem 15. borstentragenden Segment erscheint. Der relativ früheste Eintritt der Stolobildung wurde an dem 11segmentigen Kopfstück Nr. 55 bei einer Gesamtlänge von 35 borstentragenden Segmenten ermittelt, er fällt demnach mit den Beobachtungen an regenerierten Schwanzstücken (Nr. 261) zusammen. Man gelangt also dazu, auch für die Teilstücke des vor dem 14. Segmente gelegenen Körperabschnittes eine Verfrühung der Stolonisation infolge höheren Entwicklungszustandes des Stammtieres feststellen zu können.

Ganz besondere Beachtung erfordert nun die Tatsache, daß die betrachteten stolonisierenden Kopf- und die 2- und 4segmentigen Mittelstücke der Region des Stammtieres angehören, die keinen Anteil an der Geschlechtstierbildung nimmt und von der man mit Sicherheit behaupten kann, daß in ihr keine Keimdrüsen ausgebildet werden. Hierdurch liefert *Procerastea* einen neuen Beitrag zu dem Problem der Gonadenbildung aus ungeschlechtlichen Segmenten. Dieses wurde bereits früher von Korschelt für Regenwürmer aufgerollt und ist bisher nur von Janda und Tirala bei *Criodrilus* näher verfolgt und ebenfalls zu einem positiven Ergebnis geführt worden. Sollte man gegen eine solche Parallelstellung dieser beobachteten Erscheinungen den Einwand erheben, daß wir bei *Criodrilus* ein Geschlechtsindividuum vor uns haben, während *Procerastea* das ungeschlechtliche Stammtier innerhalb eines Generationswechsels mit dem geschlechtlichen Stolo darstelle, das als solches befähigt wäre, aus ungeschlechtlichen Teilen Geschlechtstiere zu produzieren, so muß ich dem entgegenhalten, daß der Stolo von *Procerastea* — was später näher begründet werden wird —, als sekundär individualisierte Geschlechtspartie des Stammtieres aufgefaßt werden muß. Wie dem auch sei, die Tatsache, daß ungeschlechtliche Segmente geschlechtliche regenerieren können, bleibt für beide Fälle bestehen. Daß sie nun einmal als normale Vorgänge und das andere Mal als experimentelle Ergebnisse zutage treten, verändert den Tatbestand nicht, ganz gleich, ob man das sekundäre Auftreten der Gonaden auf somatische Zellen zurückführt oder nach der Weismann'schen Keimplasmatheorie eine Erklärung durch phylogenetisch sekundäre Ausbildungshemmungen der Keimdrüsen in den ehemals auch gonadentragenden ungeschlechtlichen Segmenten sucht. Für die letzte Annahme scheint der Umstand zu sprechen, daß Malaquin in Einzelfällen bei verwandten Sylliden (*Autolytus longiferiens* d. St. Joseph) in der Tat noch bis in die Region vor dem Proventriculus Geschlechtsdrüsen nachwies; doch besteht auch hier die Möglichkeit einer regenerativen Entstehung.

d) Das Regenerationsvermögen von *Procerastea* im Vergleich zu anderen Anneliden.

Hält man Umschau im Bereiche der Anneliden, so läßt sich nicht verkennen, daß *Procerastea* nach den obigen Betrachtungen eine in jeder Beziehung beachtliche Stellung einnimmt.

Bei allen Oligochäten, die sonst als Beispiele hochgradiger Regenerationsfähigkeit angegeben werden, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Nais* u. a. liegt die Minimalgrenze der Kopfsegmente, die noch imstande sind, ein Hinterende zu bilden, bei 10 bis 12 Segmenten (Abel, v. Wagener) bei *Allolobophora* fällt sie auf 13 (Michel) und bei *Criodrilus* auf 10 (Tirala). Nur bei *Ctenodrilus* findet sich eine geringere Zahl regenerationsfähiger Kopf-

segmente, die je nach der Spezies zwischen 3 und 6 liegt (Korschelt, Sokolow) gegenüber *Procerastea,* bei der 7 Segmente zur Regeneration genügen. Im Hinblick auf die wesentlich geringere Zahl der Körpersegmente von Ctenodrilus läßt sich jedoch ein Vergleich der absoluten Zahlen kaum rechtfertigen, und man kann *Procerastea* den Ctenodrilusarten in diesem Punkte durchaus zur Seite stellen.

Umgekehrt ist die Neubildung eines Vorderendes bei den Oligochäten mit Ausnahme von *Nais* an die Entfernung einer begrenzten Zahl von Kopfsegmenten gebunden, und der Ersatz beschränkt sich unabhängig von der Zahl der verlorenen Segmente auf eine konstante Anzahl von Vordersegmenten. Selbst bei *Lumbriculus* werden nur 7, bei *Nais* 5 und bei *Ctenodrilus* 6 Kopfsegmente wiedergebildet auch dann, wenn wesentlich mehr verlorengingen. Bei dem *Polychäten Nerine* hat Iwanow zwar wesentlich umfangreichere Vorderregenerate ermitteln können, doch wurde auch hier die Zahl der Vordersegmente, die die Charaktere der Kopfsegmente besitzen (30—35), nicht überschritten. Eine Sonderstellung nahm bisher in dieser Beziehung nur *Criodrilus* ein (Tirala), insofern bei ihm die Zahl der regenerierten Vordersegmente keine konstante ist, sondern etwa der Zahl der entfernten entspricht und sich erst bei der maximalen Verlustgrenze von 50 Vordersegmenten größere Abweichungen ergaben. Die Regenerationsleistung erscheint jedoch in Berücksichtigung der Gesamtlänge des Tieres von 400 Segmenten nicht so bedeutend wie die von *Procerastea.* Auch in dem bisher unter den Anneliden einzig dastehenden Verhalten, daß abdominale Segmente (Iwanow) wiedergebildet werden und der völlig abgetrennte Genitalapparat des Tieres mit ersetzt wird, steht *Procerastea* nicht hinter *Criodrilus* zurück.

Hinsichtlich des Minimalumfanges der regenerationsfähigen Mittelstücke wird *Procerastea* nach den bisherigen Beobachtungen nur von *Ctenodrilus monostylus* (Korschelt) übertroffen und von *Lumbriculus* (Bonnet, Morgulis), Würmern wesentlich niederer Organisation, erreicht.

In neuester Zeit sind allerdings von Mesnil und Caullery (außer den bisher von Michel und Gravier aufgeführten Einzelfällen) ebenfalls im Bereiche der *Polychäten* bei *Syllis gracilis* umfangreichere Regenerationen aufgefunden worden[9]).

Da jedoch die ehemalige Lage der Teilstücke im Stammtiere nicht ermittelt werden konnte, ist nicht klargestellt, ob sich die Regeneration mit der gleichen Vollständigkeit wie bei *Procerastea* vollzieht, obgleich spätere Betrachtungen über die Organisation der Sylliden die Vermutung hierfür nahelegen.

So muß also *Procerastea* vorwiegend wegen der umfangreichen und vollständigen Wiederbildung des Vorderendes aus geringsegmentigen Mittel- und Schwanzstücken und ferner wegen der Regenerate aus nur 7segmentigen Kopf- und 2segmentigen Mittelstücken, nicht weniger aber wegen der Fähigkeit, sogar nach völligem Verlust der Genitalregion vollen Ersatz zu leisten, bisher im Bereiche der Polychäten als einzig dastehend angesehen werden. Auch hinsichtlich der Teilungsvorgänge kann man diesem Syllíden selbst *Syllis gracilis* (Mesnil) nicht zur Seite stellen vor allem deshalb, weil bei dem heutigen Stande der Beobachtungen Teilungen während der Stolobildung fehlen.

e) Anormale Bildungen.

Unter den Regeneraten fand sich eine Reihe anormaler Bildungen.

Das Auftreten von ein oder auch mehreren nur einseitig entwickelten Segmenten ist wohl mit Rücksicht auf ihre Lage am besten auf frühere unvollkommene Regeneration zurückzuführen.

Objekt Nr. 252 trägt am Vorderende eine Stolokopfanlage. Diese hat offenbar hemmend auf den Wundverschluß gewirkt, und der Darm ist nach vorn vorgequollen. Man muß berechtigte Zweifel über die Möglichkeit einer Regeneration hegen, da die vordere Wachstumszone bereits durch die Bildung der Stolokopfanlage anderweitig beansprucht ist. Vielleicht ist hierin der wesentlichste Grund für den oben besprochenen Teilungsausfall hinter dem 13. Segment nach Stolonisationsbeginn zu erblicken. Hinter dem 6. Segment (dem 19. des Stammtieres) befindet sich ein langes Regenerat von 32 Segmenten. Die alten Segmente entsprechen also dem 14. bis 19. des Stammtieres. Es ist sicher, daß die Ablösung des Vorderendes später erfolgte, als die des bereits regenerierten Hinterendes.

Anormale Lage der Stoloköpfe.

Eine größere Zahl von Regeneraten fällt wegen anormaler Lage des Stolokopfes auf.

Bei 4 Tieren liegt er über dem 15. Segment. Am klarsten läßt sich die Entstehung dieser Anormalität bei Nr. 385 erkennen. Das Regenerat zählt 17 alte Kopfsegmente und besitzt eine lange Schwanzknospe, an der man zwar

[9]) Von 50 aus dem Freien stammenden Regeneraten enthielten 42 Stück 4 bis 10 ursprüngliche b. Segmente, 6 Stück 11 bis 17 und ein Stück 30 alte Segmente des mittleren Körperabschnittes und außerdem ein weiteres Regenerat 30 alte Schwanzsegmente. Die umfangreichsten Tiere hatten nach vorn 7 bis 18 und nach hinten 2 bis 8 Segmente neu gebildet.

die Segmentierung, aber noch keine Borsten feststellen kann. Das 10. Kopfsegment ist wesentlich kleiner und das 11. weniger groß als die 3 folgenden, die vor dem Stolokopf vom Stadium II liegen. Offenbar ist Segment 1 bis 10 schon früher regeneriert worden und dabei das letzte in der Ausbildung zurückgeblieben, während das folgende 11. — nach der Lage des Stolokopfes zu schließen war es das ehemals 10. Segment im Stammtier — infolge Stoffabgabe an das regenerierte Vorderende an Größe verlor. Später erfolgte dann eine nochmalige Teilung hinter dem (ehemals 16.) jetzt 17. Segment. Die vom Stammtier verbliebenen Gruppen wären also (10, 11), (12, 13), (14 bis 16), sie wurden durch Hyperregeneration des Vorderendes um ein Segment nach rückwärts verlagert.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Objekt Nr. 386, ebenfalls ein Kopfstück mit 17 Segmenten und Schwanzknospe, wenn auch die Größendifferenzen der Segmente nicht so deutlich hervortreten. Da Segment 12 kleiner ist als die anderen, haben wir es hier wohl mit einer Hyperregeneration zu tun, die vom 12. bis 16. Segment des Stammtieres ausging.

Bei Objekt Nr. 387 (Fig. 39) weicht die Größe der ersten 12 Segmente von der der folgenden deutlich ab. Es trifft daher dieselbe Erklärung wie für die 2 vorher besprochenen Exemplare zu. — Diese 3 letzten Tiere muß man wohl auf Grund der unterschiedlichen Entwicklung des regenerierten Vorder- und Hinterendes als Fälle wiederholter Regeneration ansprechen.

Auch Kopfstück Nr. 388 mit 16 borstentragenden Segmenten und einem Stolokopf vom Stadium II am 15. wird man in gleichem Sinne wie die vorigen Objekte zu deuten haben. Da das 12. Segment kleiner ist als die benachbarten, muß man es als Mehrbildung des vor dem ehemals 12. Segment regenerierten Vorderendes ansprechen. Abweichend vollzog sich jedoch offenbar unter dem Einflusse dieses überzähligen Segmentes eine weitere Teilung hinter dem jetzigen 16. Segment, einer Stelle, die zwar normal hinsichtlich der gesamten jetzigen Segmentzahl, anormal dagegen bezüglich des über dem 15. (ehemals 14.) Segment erscheinenden Stolokopfes liegt. Der Wundverschluß ist nicht beendet, sondern der Darm nach hinten vorgequollen, — vielleicht eine Folge der anormalen Lage der Teilungsgrenze — und es ist daher nicht sicher, ob tatsächlich eine Regeneration stattfinden wird.

Ein anderes Exemplar Nr. 389 (Fig. 40) besitzt am 16. Segment eine weiterentwickelte männliche Stolokopfanlage vom Stadium III, an die sich etwa 43 differenzierte Geschlechtssegmente wechselnder Größe anschließen. Mit ziemlicher Gewißheit kann man Segment 1 bis 11 als regeneriert bezeichnen. Segment 12 ist infolge der Regenerationsleistungen etwas kleiner. Da also 4 alte Segmente vor dem Stolokopf liegen, wird im Stammtier die Trennung vor dem 10. erfolgt sein, worauf eine Hyperregeneration von 2 Segmenten stattfand. (Vergleiche Objekt Nr. 253, Fig. 41, Seite 15.) Vielleicht sind die an das 18. Segment anschließenden 40 regeneriert, doch kann ihre geringere Größe auch durch die Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale bedingt sein. Ihre sonstige Gestaltung ist normal, insofern erst das 7. Segment nach dem Stolokopf wohlentwickelte Parapodialwülste aufweist. Unerklärt bleiben die Größendifferenzen der gegen das Ende zu gelegenen Segmente. Eine Zurückführung auf unterschiedliche Kontraktionen erscheint nicht hinreichend.

Noch umfangreichere Mehrbildungen finden sich bei Objekt Nr. 390 (Fig. 42), das am 20. Segment eine Kopfanlage trägt. Dieselbe ist infolge Kontraktion des vorhergehenden Segmentes etwas deformiert, doch ließen sich bei dorsaler Aufsicht mehrere Wülste, die Antennen und Palpenanlagen erkennen. Das Tier entwickelte sich vermutlich aus Segment 8—19 eines Stammtieres mit normaler Kopfanlage am 14. und regenerierte nach vorn nicht 7, sondern 13 Segmente, wie vor allem die geringere Größe des letzteren zeigt. Das regenerierte Hinterende beginnt mit einer Gruppe zu 3 und umfaßt insgesamt 20 borstentragende Segmente.

Eine Sonderstellung nimmt Objekt Nr. 391 ein. Es zählt 16 größere Kopfsegmente, hat ein Schwanzregenerat mit 2 borstentragenden Segmenten gebildet und trägt am 13. Segment einen Stolokopf vom Stadium II. Dessen Lage weicht also sowohl hinsichtlich der Ordnungszahl des zugehörigen Segmentes als auch relativ zur Teilungszone, die 4 statt 3 Segmente entfernt liegt, von dem gewöhnlichen Schema ab. Trotz gleicher Gestaltung der Segmente, die keinen Anhaltspunkt für die Entstehung dieser Anormalitäten bieten, muß man wohl auch hier eine frühere Wiederbildung des Vorderendes annehmen, bei der aber ein Segment zu wenig ersetzt wurde (vergleiche Objekt Nr. 392, Fig. 43), wodurch der Stolokopf um ein Segment zu weit nach vorn verlagert wurde, während für die neue, spätere Teilung hinter dem 16. die nunmehrige Segmentzahl des Vorderendes bestimmend wirkte.

In den obigen Fällen wird die anormale Lage der Stoloköpfe mit einer Ausnahme durch Hyperregeneration innerhalb des geschlechtslosen Abschnittes des Stammtieres verständlich. Sie bieten daher einen nicht unwesentlichen Beitrag zu den anläßlich der Vollständigkeit der Wiederbildungen angestellten Untersuchungen (S. 15). Ferner erkennt man eine zweifache Abhängigkeit der Lage der Teilungsgrenzen. Entweder besteht eine Korrelation zur Stellung der ursprünglichen Segmente im Stammtier bzw. zum Stolokopf (Nr. 385, 386, 387, 389, 390) oder zur Anzahl der zur Zeit der Teilung im regenerierten Tier vorhandenen Segmente (Nr. 388, 391).

Tiere mit zwei Stoloköpfen.

Noch deutlicher treten diese Korrelationen an den Tieren in Erscheinung, die überraschenderweise zwei Stoloköpfe aufweisen und von denen insgesamt 5 Exemplare gefunden wurden.

Besonders klar liegen die Verhältnisse bei Nr. 392 (Fig. 43). Dieses Objekt, ein Kopfstück mit 15½ Segmenten, besitzt ein kurzes Schwanzregenerat, das bereits 3 borstentragende Segmente ausbildete. Segment 9 trägt rechts zwei Borstenbündel. Auf Grund der wenn auch geringen Größendifferenz und der abweichenden Borstenstellung der Segmente kann man behaupten, daß schon früher eine Regeneration des Kopfendes vom 10. Segment des Stammtieres aus stattfand, bei der das letzte Segment unvollständig blieb, nur nach der rechten Seite ein Parapod entwickelte und keine völlige Selbständigkeit erlangte.[10]) Auf die Entstehung des Regenerates aus Segment 10 bis 16 des Stammtieres weist auch die weiterentwickelte erste Kopfanlage hin, die am 14. Segment des Stammtieres erschien. Nach der Regeneration des Vorderendes lag sie jedoch linksseits gezählt am 13., und diese einseitige Minderzahl wirkte sich in der Anlage eines weiteren Stolokopfes über dem folgenden linksseits 14. Segment aus, der infolge späterer Entwicklungsanregung hinter dem vorhergehenden an Differenzierung wesentlich zurücksteht. Maßgebend für die weitere Teilung hinter dem linksseits 15. war die ehemalige Segmentgruppierung des Muttertieres bzw. die rechtsseitige Segmentzahl 16.

Daß derartige Doppelanlagen von Stoloköpfen in der Folge nicht etwa entwicklungshemmende Einflüsse aufeinander ausüben, durch die die Weiterbildung eines derselben zugunsten des anderen unterdrückt wird, sondern daß beide gleiche Entwicklungsfähigkeiten bewahren, läßt Objekt Nr. 393 (Fig. 44) erkennen, dessen Stoloköpfe Stadium III erreicht haben und an dem die Differenzierung der etwa 52 Geschlechtssegmente weit fortgeschritten ist. Für die Entstehung dieses Tieres, das am 8. rechts 2 Parapodien trägt, muß man sicherlich eine ähnliche Erklärung durch frühere Regeneration des Vorderendes heranziehen, die aber im näheren in verschiedener Weise ausgeführt werden kann, je nachdem man den ersten oder zweiten Stolokopf als den ursprünglicheren ansieht. Bestimmend für die Lage des ersten Stolokopfes ist zweifellos auch hier die rechtsseitige, für die des zweiten die linksseitige Segmentzahl gewesen.

Objekt Nr. 394, das ebenfalls am 13. und 14. Segment 2 gleich weit ausgebildete Köpfe vom Stadium II trägt, ist vom 6. bis zum 12. Segment um etwa 540 Grad tordiert, so daß sich der Bau der Segmente nicht mit Sicherheit bestimmen läßt, doch kann man auch hier nach einem halben Segment schließen, daß das Vorderende früher einmal regeneriert oder verletzt wurde. Eine spätere Teilung ist in normaler Beziehung zum ersten Stolokopf erfolgt, und die Neubildung des Hinterendes hat 20 Segmente erreicht. —

Noch verwickelter ist Objekt Nr. 395 (Fig. 45) gebaut. Das 12. und 14. Segment trägt rechtsseitig zwei Parapodien, während das 13. nach gleicher Richtung hin stark verschmälert ist. Ein Stolokopf des Stadium II liegt sowohl am 14. als auch am 16. Segment, der erste am Anfang einer 2segmentigen, der zweite zu Beginn einer 3segmentigen Gruppe, deren Segmente beiderseits nebst den 2 vorhergehenden durch ihre Größe gegenüber den 11 nach vorn und 25 nach hinten zu anschließenden auffallen. Da ferner die unmittelbar nach vorn zu liegenden Segmente anormal gestaltet sind, so scheint es berechtigt, die größere 2- und 3segmentige Gruppe nebst den 2 vorangehenden Segmenten als Grundlage für den Aufbau des Wurmes anzusehen und ihnen die Ordnungszahlen (10, 11), (12, 13), (14 bis 16) im Stammtiere zuzuweisen. Die Regeneration des Vorderendes hat zur Entwicklung von 11 statt 9 Segmenten geführt, die ihrerseits den Anstoß zur Knospung eines zweiten Stolokopfes über dem jetzigen 14. gaben, während der erste Stolokopf über dem jetzigen 16. (dem ehemals 14.) die Normallage innerhalb der Gruppen des Stammtieres einnimmt.

Besonders beachtenswert bei diesen Doppelbildungen erscheint mir die Tatsache, daß das vordere Regenerat rückwirkend formative Reize auf die Segmente auszuüben vermag, denen es seine Entstehung verdankt, und daß ferner nicht nur das 14. Segment des Stammtieres befähigt ist, einen Stolokopf zu entwickeln, sondern jedes andere Segment, sobald es durch Mehr- oder Minderbildung der Segmente des Vorderendes an diese Stelle gelangt. Wenn man nun aber den Stolokopf als äußeres sekundäres Geschlechtsmerkmal ansehen darf, so würde sich aus diesen Beobachtungen der weitere bedeutungsvolle Schluß ergeben, daß Segmente, die normalerweise keine Geschlechtsorgane enthalten, bei entsprechender Verlagerung zur Bildung von Gonaden angeregt werden können. Hierüber kann jedoch nur durch histologische Untersuchungen experimentell gewonnener Regenerate völlige Klarheit geschaffen werden. — Weiterhin zeigen die Fälle eine Parallelität von korrelativen Beziehungen, die zum Nebeneinander mehrerer Stoloköpfe führen,

[10]) Man zählt also rechtsseits ein Segment mehr als linksseits. Daß die notwendige Voraussetzung für eine solche Deutung, nämlich die Annahme einer engeren Bindung zwischen dem vordersten alten und letzten regenerierten Segment des Vorderendes berechtigt ist, bestätigt der von Allen regelmäßig beobachtete Teilungsausfall an dieser Grenzstelle.

wobei einmal die alte Lage im Muttertier, andererseits die neue im Regenerat bestimmend wirkte. Da nun nach der Teilung die gesetzmäßige Lagebeziehung zwischen Segmentzahl und Stolokopf, die sich im Muttertier auswirkte, nicht mehr besteht, dennoch aber die Weiterbildung des alten Stolokopfes keine Hemmung erfährt, so bin ich der Ansicht, daß ähnlich wie bei der ontogenetischen Entwicklung auch hier ein Reiz genügt, um die völlige Entfaltung einer Potenz (Bildung von Stolokopf und Keimdrüsen) auszulösen. — Weitere Ausblicke auf die Kormentheorie oder auf die Theorie der Segmentnatur der Köpfe, die Michel seinen Beobachtungen von mehrfachen Stolokopfbildungen bei *Syllis amica* anschließt, erscheinen auf Grund der obigen Ausführungen nicht berechtigt.

Bifurkation.

Auch ein Fall von Bifurkation oder lateraler Regeneration fand sich unter den Tieren Nr. 401. Fig. 47a gibt eine seitliche und Fig. 47b eine dorsale Ansicht des Objektes wieder. Offenbar handelt es sich um ein Regenerat aus 7 ursprünglichen Segmenten, und zwar der Gruppen (20—22) und (24—26), die sich ihrerseits bei der Teilung unvollkommen trennten. So wurde außer dem 17 borstentragende Segmente enthaltenden Vorderende und dem 23 borstentragende Segmente enthaltenden Hinterende zwischen den ursprünglichen Segmentgruppen noch ein kleines 7 borstentragende Segmente enthaltendes Stück zur Ausbildung gebracht, das man, nach den zwei größeren Anhängen zu schließen, als Hinterende bezeichnen muß.

f) Wiederholte Regeneration.

Schon mehrmals hatte ich Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß zweifellos bei einer Reihe von Objekten wiederholte Regeneration stattgefunden hat. Da sich regenerierte Schwanzstücke, die nach vorn zu das 14. Segment als ursprüngliches enthalten, nicht vorfanden, so muß man annehmen, daß alle Objekte mit anormal gelegenen Stoloköpfen, regeneriertem Vorderende und relativ gering entwickeltem Schwanzende dieses zum zweiten Male ersetzen. Als besonders typische Fälle dieser Art sind Objekt Nr. 253 (Fig. 41), 392 (Fig. 43), 387 (Fig. 39), 391, 386 und 385 zu nennen. Ferner ist Objekt Nr. 24b mit 10½ Kopfsegmenten und relativ kleinsegmentigem Hinterende hierher zu stellen. Ob Regenerat Nr. 398 schon vorher ein Regenerat bildete oder sich ein Teil des alten Schwanzstückes später ablöste, läßt sich nicht feststellen. Objekt Nr. 399 hat bestimmt einen Teil des regenerierten Hinterendes wieder abgeschnürt und bereits eine neue Schwanzknospe hervorgebracht. Für Objekt Nr. 396 (Fig. 46) steht dagegen fest, daß sowohl das regenerierte Vorderende und das regenerierte Hinterende wiederum abbrachen, wobei 4 neue Segmente des erstmalig regenerierten Vorderendes am Bruchstück verblieben und eine neue Kopfknospe anlegten. Am Hinterende kam jedoch noch kein Wundverschluß zustande. Offenbar stand das verletzte 16. Segment gerade im Begriff, vom 15. absorbiert zu werden, demzufolge das 15. zu anormaler Größe angewachsen ist, ein Vorgang, den Allen experimentell verfolgte. Der Annahme einer Neubildung des Hinterendes nach erfolgtem Abschluß der Absorption stehen keine Bedenken im Wege.

Es ließen sich noch wesentlich mehr Fälle wiederholter Regeneration anführen, doch würde man dabei Gefahr laufen, zum Teil solche Tiere miteinzubeziehen, bei denen sich die Größendifferenz der Segmente lediglich durch Kontraktion, nicht aber durch frühere Regenerationsvorgänge einstellte.[11])

Daß wiederholte Regenerationen bei *Procerastea* durchaus nicht als Seltenheit anzusehen sind, dafür sprechen einwandfrei die Teilungen, welche Allen an einer großen Zahl von Regeneraten künstlich auslösen konnte; da sie sich zwar an der hinteren, nicht aber an der vorderen Grenzfläche der ursprünglichen Segmente herbeiführen ließen, scheint ein und dieselbe Bruchstelle zwar zur mehrmaligen Bildung eines Hinterendes, nicht aber eines Vorderendes befähigt zu sein. In gleichem Sinne muß man die Tatsache deuten, daß bei der Abtrennung des Stolos keine Regeneration nach vorn zu einsetzt, wohl aber von den Geschlechtssegmenten, die hinter dem Stolokopf liegen, der ganze Wurm einschließlich des ungeschlechtlichen Abschnittes regeneriert wird (Nr. 359 Fig. 37 und Nr. 354. Allen, Exemplar 185).

[11]) Dies gilt um so mehr, als Allen bei seinen Experimenten unter mehreren Fällen wiederholter Regeneration auch ein völlig unentwickeltes Regenerat beobachten konnte, bei dem sich die Neubildungen zweiter Regeneration den anschließenden Segmenten erster Regeneration bis zur Unkenntlichkeit angeglichen hatten. Im Freien traf er wiederholte Ersatzbildungen nur bei einem Wurm an.

3. Histologische Untersuchungen.

a) Teilungsgrenzen.

Um anatomisch histologische Grundlagen für die eigentümlichen Teilungsvorgänge von *Procerastea* zu erbringen, wurde eine Reihe von histologischen Untersuchungen ausgeführt.

Die Segmentgruppenbildung legte die Vermutung nahe, daß an den Trennungsgrenzen Präformationen zutage treten würden. Trotz einer größeren Anzahl von Beobachtungen an Schnittserien konnten solche besonderen Merkmale nicht erkannt werden. Die Leibeshöhle wird durch transversale Falten des peritonealen Epithels, die Dissepimente (Fig. 56 diss) unterbrochen, die einerseits an der Körperwand und andererseits am Darm, der durch sie starke Einschnürungen erleidet, angeheftet sind, obwohl das Darmlumen innerhalb der Segmente recht bedeutend ist. Nach dem Innern der Dissepimentfalte haben die Epithelien Muskelfaserzüge entwickelt, die sich infolge von Einwölbungen der Dissepimente nach vorn und hinten zu nur an einigen Segmentgrenzen bis ins einzelne mit voller Deutlichkeit verfolgen lassen. In Übereinstimmung mit Malaquin, der einige andere Sylliden, *Autolytus longiferiens* und *Eusyllis*, studierte, konnten zunächst an sämtlichen Dissepimenten von *Procerastea* Muskelfasern nachgewiesen werden, die, wie die Abbildung 53 zeigt, an der medianen Ventrallinie über der Bauchmarke ansetzen und von dort fächerförmig bis zur Körperwand ausstrahlen. Doch wurde überdies festgestellt, daß sich die Fasern oberhalb des Darmes durchkreuzen. Ob nun außerdem entweder, wie Malaquin annimmt, Ringmuskeln die Einschnürung des Darmes umschließen, oder sowohl von den dorsalen und ventralen Mittellinien ausgehende Fasern den Darm in Form einer Schlinge umgeben, ließ sich bei der großen Anzahl und Feinheit der Fasern nicht mit völliger Sicherheit entscheiden. Allem Anschein nach sind sämtliche Faserarten vorhanden. Bei älteren Objekten mehrt sich nach meinen Feststellungen die Zahl der Fasern wesentlich, und es treten unmittelbar vor und hinter den obengenannten Muskelfasersystemen noch zwei andere symmetrisch zueinander gelagerte Muskelfasersysteme, die Fig. 54 zeigt, hinzu. Sie strahlen von den lateralen Mittellinien in mehr oder weniger gewölbtem Bogen zur dorsalen Körperdecke der jeweiligen Gegenseite aus, verdichten sich in unmittelbarer Nähe des Darmes und durchkreuzen sich wechselseitig sowohl oberhalb wie unterhalb desselben.

Während das erste Muskelfasersystem Fig. 53 in kontrahiertem Zustande auf den Darm einen Seitendruck ausübt und die Ringmuskeln das Lumen verengen, wirken die von den Seiten ausstrahlenden Fasern (Fig. 54) besonders stark seitlich scherend, so daß bei starker Verkürzung der Fasern ein völliger Darmabschluß an beiden Seiten der Wundflächen in jeder Hinsicht gewährleistet wird. Gleichzeitig wird, indem die Fasern die Darmwunde um- und überspannen, die Körperdecke in allen Richtungen diagonal und transversal zusammengezogen.

Diese Muskelanordnung muß man also besonders im Hinblick auf die bei alten Exemplaren außerordentlich hohe Zahl kräftiger Fasern für äußerst geeignet halten, einen möglichst vollkommenen Wundverschluß herbeiführen zu können. Es muß demzufolge als feststehend angesehen werden, daß die Teilung bei *Procerastea* genau zwischen zwei Segmenten stattfindet. Merkwürdig ist nur, daß sich keine bemerkenswerten Unterschiede beim Vergleich dieser Dissepimentmuskulatur zeigten, und die gesetzmäßig auftretenden Teilungsgrenzen nicht vor den übrigen Segmentgrenzen ausgezeichnet erscheinen.

b) Weitere Eigentümlichkeiten der Segmentgruppen.

Trotzdem es nicht gelang, beachtenswerte Abweichungen im feineren Bau der Segmente der Gruppen zu ermitteln, fiel eine Reihe anderer Merkwürdigkeiten auf.

Neben der bereits erwähnten Erscheinung, daß schon früh die Gruppenbildung durch Einschnürungen kenntlich werden kann, lassen einige Exemplare ein sprunghaftes Fortschreiten der Ausbildung regenerierter Segmente von Gruppe zu Gruppe erkennen. Kontinuierliche Größenunterschiede weisen die Gruppen in Fig. 5, 8 u. a. auf, während eine statistische Untersuchung der Borstenentwicklung diesen Befund nach anderer Seite bestätigt. In Tabelle 9 sind nur Kopfstücke aufgeführt und nach der Segmentzahl der vorhandenen borstentragenden Segmente geordnet. Es zeigt sich, daß Tiere, deren regenerierte borstentragende Segmente am Ende einer Gruppe abschließen, besonders zahlreich sind. Die größere Zahl der Ausnahmen aber erklärt sich vermutlich durch eine nicht völlig gleichzeitige Entwicklung der Borsten innerhalb der Gruppen. Ferner äußern sich die ersten Anzeichen beginnender Gruppenbildung an regenerierten Hinterenden durch eine auffällige Verengung des Darmlumens an den gesetzmäßigen Grenzen. Jedoch treten diese, da sich entsprechende Verengungen sehr bald an allen anderen Segmentgrenzen ausbilden, später nicht mehr hervor.

Tabelle 9.

Entwicklung der Borsten bei Regeneraten aus Kopfstücken.

Zahl der ursprüngl. Kopfsegmente	Borsten sind entwickelt bis zum Segment																														Anzahl der Regenerate mit borstentr. Segm.
	11	12	*13*	14	15	*16*	17	18	*19*	20	21	22	23	24	25	*26*	27	28	29	*30*	31	32	*33*	*34*	35	36	37	*38*	39	40	
7						1													1											1	3
9			2			1			1														1	1						1	7
11			2		1	2			2						1	1	1								1					2	13
13												1				1															2
15																							1								1
16									5	2		4			2	5		1	1	3	1	1	1	1		1		2		5	35
19																												1		2	3
34																														1	1
Summe			*4*		1	*4*			*8*	2		*5*			3	*7*	1	1	2	*3*	1	1	*3*	*2*	1	1		*3*		11	64

Besonders merkwürdig ist eine Krankheits- oder Alterserscheinung, die sich bei Regenerat Nr. 137 (Fig. 10) über nur eine Gruppe, nämlich die ursprünglichen Segmente 17—19 erstreckt. Das Körperepithel ist stark gefaltet und offenbar im Zerfall begriffen. Möglicherweise stellt diese Gruppe den ältesten Bestandteil des vielleicht durch mehrmalige Regeneration entstandenen Individuums dar.

Die gesamten Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß die Segmente einer Gruppe physiologisch enger miteinander verknüpft sind und daher die Gruppen als höhere Einheiten innerhalb des Wurmkörpers angesehen werden können.

c) Regeneration des Vorder- und Enddarmes.

Bei den histologischen Untersuchungen wurde ferner besonderes Augenmerk auf die Entstehung des Vorder- und Enddarmes gerichtet, da dieselbe bei der Regeneration der Anneliden sehr vielseitig verläuft und die verschiedenste Beurteilung gefunden hat.

Fig. 55 zeigt einen Sagittalschnitt durch die vordere Regenerationsknospe von Objekt Nr. 148 (Fig. 15), die sich in einem der frühesten Entwicklungsstadien befand, das beobachtet werden konnte. Zunächst kann festgestellt werden, daß der Wundverschluß von Leibeshöhle und Darm durch starke Kontraktion der Dissepimentmuskulatur m zustande kam und nur eine geringe Öffnung von der Breite einer erwachsenen Darmzelle bestehen blieb, durch die einige wenige Darmzellen (im Längsschnitt sind es zwei) mit Sekreteinschlüssen hervorgequollen sind. An den Wundrändern des Körperepithels fand darauf eine rege Zellentwicklung statt, denn anschließend an das alte flache Epithel ae trifft man eine Schicht dicht gedrängter, hoher, zylindrischer Zellen re mit großen Zellkernen. Diese Zellbildung vollzieht sich lebhafter an der Dorsalseite, so daß die Berührungsstelle der dorsalen und ventralen Knospenzellen ventralwärts verlagert ist. Eine Verwachsung derselben ist nicht erfolgt, vielmehr haben sich die Ränder, nach dem Verlauf der Kutikula c zu schließen, nach innen umgebogen. Vorwiegend an der Konkavseite der dorsalen Biegung db wandern Zellen ez dorsalwärts ins Innere, die sich jedoch auch lateral ausbreiten und bis zur Ventralseite gelangen, wo sie sich (vz) oberhalb der Nervenfasern n angesammelt haben. Vielleicht sind auch einige Zellen von der ventralen Biegung vb aus eingewandert. Dorsal ist infolge dieser stärkeren Zellwucherung die Knospe gewölbter. Von einer eigentlichen Einstülpung des Körperepithels kann man meines Erachtens nicht reden, da der Boden derselben fehlt und offenbar erst später durch Verwachsung der beiderseits ins Innere eingebogenen Ektodermzellen zustande kommt.

In einem Sagittalschnitt durch Objekt Nr. 152 (Fig. 16) sieht man auch von der Konkavseite der ventralen Biegung aus deutlich Zellen ez ins Innere wandern (Fig. 56). Sie sammeln sich vorwiegend unterhalb des Vorderdarmes vd und außerdem an der Basis der Knospe an, da, wo die Wachstumszone des Vorderendes bis zum Abschluß der Regeneration liegt. Der alte Mitteldarm ist geschlossen und über die Dissepimentgrenzen in die Knospe vorgedrungen. Die Kutikula am Grunde des ektodermalen Schlauches zeigt, daß eine Verwachsung der Epithelzellen er-

folgte, und wir somit das Bild einer ektodermalen Einstülpung vor uns haben. Diese ist bereits mit dem blind geschlossenen Mitteldarm in Berührung getreten und in Verwachsung begriffen, doch hat sich der Durchbruch des Lumens noch nicht vollzogen.

Bei Verfolgung späterer Regenerationsstadien unterliegt es keinem Zweifel, daß der differenzierte Vorderdarm einschließlich des Proventriculus bei der Regeneration aus dieser ektodermalen Einstülpung hervorgeht, also dieselbe Entstehung nimmt wie bei der Embryonalentwicklung. Gegenüber den früheren Bemerkungen, die sich in der Literatur finden (Malaquin, Michel, Gravier), daß man in den vorderen regenerierten Abschnitten von Polychäten häufig die Abwesenheit der spezialisierten Darmpartien, der Augen und der Kopfanhänge feststellte, muß in Übereinstimmung mit Mesnil's Untersuchungen an *Syllis gracilis* betont werden, daß *Procerastea* sämtliche Teile voll und ganz ersetzt.

Die regenerative Ausbildung des Enddarmes weicht wesentlich von der des Vorderdarmes ab. Der alte Darm wächst schnell als dünnes wenigzelliges Epithel in die Knospe hinein bis zum Körperepithel und ist mit dessen Wundrändern bei Objekt Nr. 148 bereits verwachsen. Von der dorsalen Mittellinie des regenerierten Körperepithels aus findet eine lebhafte Einwanderung von Zellen statt, die lateral um den Darm bis zur ventralen Mediane gelangen und sich dort dicht gedrängt ansammeln. Auch bei Objekt Nr. 152 mit langgestreckter Schwanzknospe, deren neues Darmepithel lange Flimmerhärchen aufweist, ist diese Einwanderung noch voll im Gange. Die ventrale Anhäufung der Zellen erscheint als Strang, der seinen größten Umfang am Hinterende erlangt, also entsprechend den Vorgängen am regenerierten Vorderende an der Stelle, wo die Wachstumszone der Schwanzsegmente liegt. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehen aus diesen Ansammlungen der sowohl am Vorder- wie am Hinterende gelegenen eingewanderten Ektodermzellen die mesodermalen Bildungen, Peritonealepithel, Dissepimente nebst Muskulatur usw. hervor.

II. Deutungsversuch für die Segmentgruppenbildung und die Teilungserscheinungen von *Procerastea*.[12])

A. Architomie oder Autotomie.

Die eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten, die *Procerastea* beim Zerfall erkennen läßt, drängen dazu, nach einer Erklärung Umschau zu halten. Zu diesem Zwecke wird man sich zunächst die Frage vorlegen müssen, ob es sich bei den Teilungsvorgängen und den nachfolgenden Regenerationserscheinungen um eine regelrechte ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise handelt. Allen kam zu dem Schluß, daß ein typischer Fall von Architomie vorliege, d. h. ein unter natürlichen Verhältnissen sich regelmäßig abspielender Zerfall und Wiederaufbau des Wurmes. Er neigt, nach seinen Ausführungen zu schließen, der Ansicht zu, daß dieser ungeschlechtliche Fortpflanzungsvorgang zeitlich begrenzt ist und im Wechsel mit der Stolonisation in Erscheinung tritt.

Der Auffassung Allen's scheint, sofern man seine Beobachtungen zugrunde legt, ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit zuzukommen, ist doch *Procerastea* auf Grund innerer Faktoren darauf eingestellt, nur in solche Stücke zu zerfallen, die sich zu einem vollständigen Tier ergänzen können, und zwar mit einer Häufigkeit, die vermuten läßt, daß sich diese Vorgänge zu bestimmten Zeiten an allen Tieren vollziehen. Somit würden auch die Ursachen für den Teilungsbeginn in dem jeweiligen Entwicklungszustande des Wurmes zu suchen sein. Die Erscheinungen von *Procerastea* ständen also nach Allen in völliger Analogie zu denen von *Lumbriculus,* sofern man sich der Ansicht Mrázeks anschließt, oder auch zu den vielgestaltigeren der *Ctenodrilus*arten: Auf ein oder mehrere Generationen, die auf architomischem bzw. paratomischem Wege hervorgingen, folgten schließlich Tiere, die zur Geschlechtsreife gelangen, jedoch mit dem Unterschiede, daß bei *Procerastea* zuletzt nur ein Geschlechtstier unter dem Bilde der Paratomie hervorgebracht wird und die Teile keine Gleichwertigkeit aufweisen, da ja der vordere Abschnitt ungeschlechtlich bleibt. Diesen Erwägungen tritt aber durch die obigen Untersuchungen ein grundsätzlicher Einwand in der Tatsache entgegen, daß die Teilungen beziehungslos zum Ausbildungszustande des Tieres erfolgen und andere normal eingeleitete Entwicklungsvorgänge unterbrochen und durchquert werden. Tiere, die im Begriff standen, das Geschlechtstier, den Stolo, zu bilden, zerfallen selbst dann, wenn die Stolokopfanlage in der Ausgestaltung der Antennen, Tentakeln und Augen schon weit fortgeschritten ist. Hieraus ergibt sich ganz einwandfrei, daß nicht innere Faktoren, wie etwa Wachstum über das Normalmaß hinaus u. a., sondern äußere Einflüsse als Reize wirkten, auf die hin der Organismus durch Teilung an den gesetzmäßigen Stellen antwortete. Solche auslösenden Reize sind zweifellos durch die Eigentümlichkeiten der Fundstelle hinreichend geboten. Ich erinnere daran, daß sich die Tiere in Plymouth auf einem schwimmenden Dock und in Helgoland auf Flößen innerhalb des Hafens in geringer Tiefe unter dem Wasserspiegel fanden, Orte, an die durch Schiffe oder wie in Helgoland infolge der Zerstörung der Hafenanlagen in Mengen Reizstoffe gelangen konnten.

Muß also das Vorhandensein eines eigentlichen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsmodus nach den Beobachtungen an den Helgoländer Tieren grundsätzlich verneint werden, so wird es damit auch für die Allen'schen zum mindesten stark in Frage gestellt. Da jedoch auch der Zerfall der stolonisierenden Helgoländer Objekte zur Vermehrung der Individuenzahl führte, kann man nicht umhin, auch in diesen Erscheinungen einen Grenzfall zur eigentlichen Architomie zu erblicken. Man wird also richtig gehen, im Hinblick auf die regelmäßigen Teilungsgrenzen anzunehmen, daß *Procerastea* über die Fähigkeit typischer Autotomie verbunden mit weitgehendem Regenerationsvermögen verfügt.

Geht man unter Zugrundelegung dieser Auffassung der Teilungsvorgänge von *Procerastea* der Frage nach ihrer Entstehung nach, so könnte man zu der Annahme einer phylogenetischen Beziehung zwischen Ausgesetztheit und Autotomie einerseits und einer Steigerung der Regenerationskraft andererseits neigen, Ausführungen, wie sie von Réaumur, Bonnet, Darwin, Kennel, Lang, Weismann und anderen entwickelt wurden. Lediglich des Hinzutrittes des Vermögens, auch unabhängig von äußeren Reizen freiwillig zu zerfallen, bedurfte es, um zur regelrechten Architomie zu gelangen. Derartige Ableitungen, die zu einem näheren Vergleich der entsprechenden Vorgänge bei *Lumbriculus, Ctenodrilus* und anderen Anneliden führen würden, erscheinen jedoch reichlich hypothetisch, da sie jeder phylogenetischen Beziehung entbehren.

Auch dürfte die Erklärungsmöglichkeit, in dem spontanen Zerfall reifender Tiere eine Verzögerung gewöhnlich früher einsetzender regelrechter Architomie zu erblicken, die in diesem Entwicklungszustande der Auslösung durch äußere Reize bedürfte, aus später darzulegenden Gründen kaum am Platze sein.

[12]) Die neusten Ergebnisse der Regenerationsprobleme, auch der gesamten Anneliden, wurden von Korschelt eingehend behandelt in „Regeneration und Transplantation", 1. Bd. Regeneration. Berlin 1927.

B. Beziehung der Segmentgruppierung und Teilung zur Geschlechtsreife bei *Procerastea* und anderen Sylliden.

1. Zeitliche Beziehung bei *Procerastea*.

Der Zerfall stolonisierender Tiere deutet auf eine engere Beziehung der Teilung zur Geschlechtsreife hin und zwar deshalb, weil der Teilungsvorgang nicht, wie man doch erwarten sollte, falls er ursprünglich als ungeschlechtliche Fortpflanzung im zyklischen Wechsel mit der Stolonisation aufzufassen wäre, durch die Reifung der Gonaden innersekretorisch gehemmt wird, obwohl diese bereits Anlaß zur Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale wie Kopfanlage und Segmentumgestaltungen gab, sondern weil die Teilung der Stammtiere, wie in den obigen Betrachtungen gezeigt werden konnte, in dem stolonisierenden Helgoländer Material sogar eine vollkommenere ist als in dem jugendlicheren Allen'schen.

2. Teilungsgrenzen und Stolobildung bei *Autolytus*.

Zu den Erwägungen, die Teilung von *Procerastea* mit der Geschlechtsreife in Verbindung zu bringen, wurde ich namentlich durch Beobachtungen an einigen Sylliden der Gattung *Autolytus* und *Syllis* geführt, die gleichzeitig Aufschluß über die merkwürdigen Organisationsverhältnisse dieses Anneliden zu geben scheinen. Am eingehendsten untersuchte ich *Autolytus prolifer* (O. F. Müller), der im Bau *Procerastea* sehr ähnlich ist und sich im wesentlichen nur durch die Anwesenheit von Dorsalzirren, die auch an sämtlichen Segmenten des Muttertieres auftreten, unterscheidet. Seine Fortpflanzungsvorgänge zeigen hingegen ein durchaus andersartiges Bild.

Eine ausführliche Beschreibung der Vermehrung hat Malaquin und Mensch geliefert, die ich im folgenden zusammenfasse[13]). Im ausgewachsenen Zustande besitzen die Tiere 50 bis 60 Segmente, darauf läßt die Wachstumstätigkeit der vor dem Pygid gelegenen Zone, die bis dahin neue Segmente bildete, nach und scheint auf die Entwicklung der Gonaden übertragen zu werden. Ovarien und Eier zeigen sich allein in den hinteren Segmenten. Gleichzeitig machen sich die ersten Anzeichen der Bildung eines Stolo bemerkbar, der völlig dem von *Procerastea* gleicht und auf Kosten der letzten 20 bis 22 Segmente des Muttertieres entsteht. Obwohl Malaquin sagt, daß der Kopf dieses Stolo zwischen dem 40. und 45. Segmente erscheint, führt er im einzelnen nur Fälle an, wo dieser über dem 41. und 43. liegt. Nur selten fand er den Stolo weiter vorn gelegen. Mit der Reifung des Stolo laufen andere Entwicklungsvorgänge parallel und zwar boten sich zunächst folgende zwei Möglichkeiten.

Entweder entstand hinter dem letzten Segment des Muttertieres eine Regenerationsknospe, aus der sich ein neues Hinterende etwa gleich dem verlorenen entwickelte, wodurch das Tier in seinen ursprünglichen Zustand zurückgeführt wurde, und es konnte dann unter denselben Bedingungen wie zuvor ein neuer Stolo gebildet werden, oder die Segmentbildung ging von der Regenerationszone aus schneller vonstatten. Auf Kosten mehrerer junger Segmente bildete sich dann eine Stoloanlage, die unabhängig heranwuchs. — Während der erste Stolo also durch Teilung entstand, bildete sich dieser auf dem Wege der Knospung. Vor ihm blieb eine indifferente Wachstumszone zurück, so daß man in diesem Entwicklungsstadium im Anschluß an das letzte Segment des Stammtieres eine Wachstumszone, hinter dieser einen sehr kleinen geknospten Stolo und anschließend den Stolo fand, der vom Muttertier einige 20 Segmente des Hinterendes übernommen hatte. (Malaquin, Tafel IX, 8 und S. 361, Fig. 2). Dadurch, daß die Knospung am Hinterende des Muttertieres fortdauerte, entstanden neue Stolonen, die eine Kette bildeten, deren letzter am weitesten entwickelt war.

Nun konnte aber der Fall eintreten, daß die Regeneration der dem Stammtier folgenden Segmente nur langsam vonstatten ging und sich auf die Bildung einer ganz kleinen Zahl beschränkte. Das Muttertier wurde dadurch auf einige 40 Segmente verkürzt. Die Anwesenheit von Geschlechtselementen in den vorhergehenden Segmenten — zuweilen fand Malaquin solche vom 25. Segment an — konnte dazu führen, daß der nächste Stolokopf über dem 25. und 26. erschien. Trotz dieser Zahlenangaben hat ihn Malaquin, wie er an anderer Stelle ausführt, tatsächlich am häufigsten über dem 27. und 28. beobachtet. In der Folge konnten sich die verschiedenen beschriebenen Vorgänge, die sich zuerst hinter dem 40. bis 45. Segment abspielten, auch hinter dem 25. bis 30. wiederholen, und so entweder durch Regeneration und weitere Teilung oder durch Knospung Ketten von Stolonen entstehen.

[13]) Malaquin gibt an, daß die Erscheinungen bei *Autolytus prolifer* (O. F. Müller) völlig identisch denen von *A. Edwarsi* (d. St. Joseph) verlaufen, die er aufs genaueste verfolgte, weshalb ich mich berechtigt fühle, diese Ausführungen heranzuziehen.

Aus den beobachteten Zahlen schließt Malaquin, daß die Lage des Segmentes, über dem der Stolokopf erscheint, keine fest bestimmte ist, denn sie könnte gemäß verschiedener Umstände zwischen dem 25. und dem 30. oder zwischen dem 40. und 45. Segment variieren. Zudem gäben diese sehr häufig auftretenden Zahlen nur die Minimalgrenzen für die Schwankung an, und der Stolokopf könnte in noch viel weiteren Bereichen erscheinen. Mehrmals fand er nämlich auch Knospen hinter dem 35. und Teilungen hinter dem 30., und es schien ihm, daß sich die Lage des Stolos mit der Zahl der Segmente änderte.

Während des August 1922 hatte ich auf Helgoland Gelegenheit, eine Anzahl Tiere der Spezies *Autolytus prolifer* (O. F. Müller) zu beobachten. Es waren im ganzen nur 25 Stück. Dennoch geben sie über einige wichtige Punkte klaren Aufschluß. Zunächst zählte ich die Segmente der Stammtiere, hinter denen Stolonenketten oder regenerierte Segmente angelegt waren, und fand 5 Exemplare mit 22, 5 mit 26, 5 mit 30, 5 mit 34, 1 mit 38, 2 mit 43,, 1 mit 46 und 1 mit 49 Segmenten. Diese auffälligen Übereinstimmungen mit der Lage der Teilungsgrenzen bei *Procerastea* führten mich dazu, nähere Untersuchungen über den inneren Bau von *Autolytus* auszuführen.

Obwohl der Proventriculus im Gegensatz zu *Procerastea* je nach der Größe der Tiere zwischen dem 5. und 13. Segment endet, traten sowohl bei den Totalpräparaten als auch auf Längsschnitten an konstant gelegenen Segmentgrenzen mit geradezu schematischer Klarheit tiefe Darmeinschnürungen in Erscheinung. Fig. 57 zeigt einen optischen Sagittalschnitt und Fig. 58 einen optischen Frontalschnitt durch zwei Tiere von je 34 Segmenten. In beiden erstreckt sich der Proventriculus bis ins 11. Segment, obwohl die Dissepimente an den Grenzen der vorderen Segmente vom 6. an ausgebildet sind. Die beiden Exemplare weisen hinter dem 11., 13., 16., 19., 22., 26. und 30. Segmente Darmeinschnürungen auf. Im Frontalschnitt von Objekt 2 Tabelle 10, einem Exemplar, bei dem nach dem 22. Segment eine Stolokette beginnt, ist das Darmlumen hinter dem 9., 11., 13., 16. und 19. durch die Dissepimentmuskulatur

Tabelle 10.

Segmentzahl und Darmeinschnürungen der Muttertiere von *Autolytus prolifer*.

Lfd. Nr.	Zahl der b. Segment. im Muttertier	Proventriculus endet in b. Segment	Darmeinschnürungen liegen hinter b. Segm. 7	9	11	13	16	19	22	26	30	34	37	40	43	46	Es folgen:
1	22	9	−	+	+	+	+	+	|								2 + x Knospen
2		8	−	+	+	+	+	+	|								2 ♂ „
3		7	−	+	+	+	+	+	|								6 + x „
4		8	−	?	+	+	+	+	|								2 + x „
5	25	6	+	+	+	+	+	+	+	|							6 ♀ x Knospen
6		7	−	+	+	+	+	+	+	|							3 + x „
7		11	−	−	+	−	−	+	+	|							(abgebrochen)
8		6	+	+	+	+	+	+	+	|							4 + x „
9		7	+	+	+	+	+	+	+	|							5 + x „
10	30	12	?	?	?	?	?	?	?	?	|						4 Knospen (schl. kons.)
11		8	−	+	+	+	+	+	+	+	|						2 + x Knospen
12		13	−	−	−	+	+	+	+	+	|						Stolo abgebrochen
13		11	−	+	+	+	+	+	+	+	|						2 + x Knospen
14		11	−	−	+	+	+	+	+	+	|						1 + x „
15	34	11	−	−	+	+	+	+	+	+	+	|					2 + x Knospen
16	34	12	−	−	−	+	+	+	+	+	+	|					6 regen. b. Segm.
17	34 + ½	13	−	−	−	+	+	+	+	−	+	|					abgebrochen
18	34	11	−	−	+	+	+	+	+	+	+	|					2 + x Knospen
19	34	12	−	−	−	+		+	+	+	+	|					3 + x „
20	34	11	−	−	?	+	+	+	+	+	+	|					2 + x „
21	38	11	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	|				3 + x Knospen
22	43	13	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+			Stolo abgebrochen
23	43 6+bl.+W	13	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+		6 regen. b. Segment
24	46	10	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	−	−	Pygid
25	49	?	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−			(schlecht konserviert)

\+ vorhanden − fehlt ? undeutlich | Ende der ursprünglichen Segmente.

stark verengt, deren Fasern die gleiche Anordnung wie in Fig. 53 zeigen. Dorsal lateral verlaufende Muskelfasersysteme nach Art der Fig. 54 ließen sich hingegen bei *Autolytus* nicht nachweisen. In Übereinstimmung mit *Procerastea* ergab sich bei Nachprüfung der Zahl der quergetroffenen Muskelfasern auf Frontalschnitten keine auffällige Abweichung an den einzelnen Segmentgrenzen.

Die gesamten Beobachtungsergebnisse sind in Tabelle 10 zusammengestellt. Entsprechend der Lage des Proventriculus beginnen die Darmeinschnürungen weiter vorn oder hinten. Im äußersten Falle wurden sie schon hinter dem 7. Segment festgestellt, bei anderen zeigten sie sich erst hinter dem 9. oder 11. Je nach der Länge des Wurmes folgten weitere hinter dem 13., 16., 19., 22., 26., 30., 34., 37. und 40. Die Darmeinschnürungen von *Autolytus* liegen also genau an denselben Stellen, wie die Teilungsgrenzen bei *Procerastea*. Allerdings haben die Stolonen, wie Malaquin behauptet, keine ganz bestimmte Lage hinter ein und demselben Segment, wie etwa bei *Procerastea* hinter dem 13., wohl aber muß man diese als durchaus gesetzmäßig bezeichnen. Ein Vergleich der tatsächlich von Malaquin beobachteten Segmentzahlen des Muttertieres vor dem Stolo bzw. der Stolonenkette oder einem Regenerate zeigt, daß sie sich zum allergrößten Teil in das an den Helgoländer Exemplaren beobachtete Schema einordnen lassen. Dies gilt in erster Linie für die Tiere mit 26, 30, 34 und 40 alten Segmenten. Die Anzahl 42 aber erklärt sich offenbar im Hinblick auf die wechselnde Zahl der 4segmentigen Gruppen bei *Procerastea* durch ein weiteres Fortschreiten derselben vom 34. zum 38. zum 42. Hingegen kann die Lage der Stoloketten hinter dem 27. nicht ohne weiteres gedeutet werden. In der Tat scheint bei einigen anderen *Autolyteen (A. varians,* Mensch) die Gesetzmäßigkeit aus irgendwelchen Gründen stärkere Störungen zu erleiden.

Auf Grund des gesetzmäßigen Beginnes der Stolonen in Verbindung mit den gesetzmäßig auftretenden Darmeinschnürungen, wie sie meine Beobachtungen zeigten, läßt sich allein schon vermuten, daß die Proliferationszonen bei *Autolytus* schrittweise von hinten nach vorn verlagert werden. Diese Vermutung wird wesentlich durch die oben angeführten Malaquin'schen Feststellungen, daß die Reifung der Segmente von hinten nach vorn fortschreitet, bekräftigt. Nach seinen Angaben müßte man jedoch folgern, daß nicht jede Zone zur Proliferation bzw. Stolobildung gelangt. Ist dieses analog zu den Erscheinungen bei *Procerastea,* wo bei der Teilung öfters Segmentgruppen in Zusammenhang bleiben, auch sehr wohl möglich, so steht jedenfalls fest, — und das ist das Wichtigste —, daß jede der Zonen, die bei *Procerastea* für eine weitgehende Regeneration prätestiniert ist, bei *Autolytus prolifer* fähig ist, eine Stolokette zu knospen, und daß bei Verlagerung der Proliferationsbasis von *Autolytus prolifer* nach vorn zu jede Segmentgruppe, die bei *Procerastea* ein neues Individuum regenerieren kann, die Grundlage für einen Stolo bildet, der in den der Gruppe entstammenden Segmenten bereits reife Gonaden enthält.

Beziehungen der geschlechtlichen Vermehrung zu der Segmentgruppierung lassen sich für noch weit mehr Arten anführen. Sie finden sich beispielsweise bei *A. Ehbiensis* (d. St. Joseph) und *A. macrophthalma* (Marenzeller) ähnlich wie bei *A. Edwarsi. A. cornutus* (Agassiz) besitzt dagegen nur einen Stolo, dessen Kopf über dem 14. Segment erscheint. Dasselbe wurde für *A. pictus* (Malaquin, d. St. Joseph), *A. phallax* (Malmgren), *A. tardigradus* (Webster) u. a. festgestellt. *A. longiferiens* legt Stolonen vom 17. Segment aus an, und entsprechend fanden sich Exemplare dieser Spezies, die hinter dem 16. ein Schwanzregenerat entwickelt hatten.

3. Gesetzmäßige Segmentgruppierung bei einigen anderen Sylliden.

Diese letzten Beobachtungen gaben mir Veranlassung, mich auch nach anderen Würmern der Familie der Sylliden umzusehen. Leider bot sich mir lediglich die Möglichkeit, einen kleinen Teil des Wurmmaterials vom Hamburger Museum heranzuziehen, doch waren die Tiere infolge zu starker Beschädigung und Kontraktion für entsprechende Untersuchungen größtenteils ungeeignet. Völlig einwandfreie Ergebnisse erlangte ich nur für die Gattung *Pionosyllis* (die von Malaquin den Eusylliden zugerechnet wird). Von *P. pulligera* (Krohn, Südaustralien), fanden sich ein Kopfstück mit 9 Segmenten, das hinter dem 7. eine Einschnürung zeigte, zwei mit 11, ein weiteres mit 13 und ein vollständiges Tier mit 22 Segmenten und einer Einschnürung hinter dem 9. Ein stark beschädigtes Exemplar von *P. Weismannoides* (Augener, Sharks Bay) wies hinter dem 13., 16. und 19. Segmenteinschnürungen auf, während eine *P. spec.?* (Uschnaia) hinter dem 16. und eine andere derselben Art hinter dem 19. Segment geteilt war. Von *P. stylifera* (Ehlers, ohne Fundort), das durch ein Kopfende mit 11, zwei mit je 16 und ein weiteres mit 26 Segmenten vertreten war, beanspruchte das letztere ganz besonderes Interesse. Es besitzt lateral und dorsal der Segmentgrenzen braune Pigmentstreifen, die nach dem 13., 16., 19., 22. und 26. Segment auffallend stark gegenüber den übrigen ausgeprägt sind und somit ein ganz anders geartetes rein anatomisches Merkmal für die Segmentgruppierung zutage treten lassen (Fig. 59).

Der größeren Länge wegen traf man bei anderen Sylliden Stolonen und Stolonenketten erst hinter Segmenten höherer Ordnungszahlen, doch ist es sehr wohl möglich, daß sich die beobachteten Zahlen in ein erweitertes Schema der Segmentgruppierung einordnen lassen.

Da meist die drei letzten Segmente vor dem Stolo Gonaden enthalten, so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß auch in diesen Fällen die Stolonisation, so wie es für *Autolytus* festgestellt wurde, successive von hinten nach vorn fortschreitet und sich wiederholt. — Auffällig ist auch, daß Malaquin auf Tafel VIII Fig. 19 eine *Eusyllis monilicornis* abbildet, die vom 17. Segment an Geschlechtsmerkmale entwickelt hat, und nach einer anderen Beobachtung solche schon vom 12. Segment an auftraten, Zahlen, die ebenfalls in das Schema der Segmentgruppierung fallen.

Ich bin mir sehr wohl bewußt, daß eine sehr umfangreiche und eingehende Prüfung des auf verschiedensten Expeditionen gewonnenen Syllidenmaterials notwendig wäre, um die vorliegenden Fragen bis ins einzelne für sämtliche Gattungen zu lösen, denn in der Fachliteratur haben diese Punkte keine Berücksichtigung gefunden. Bei der Schwierigkeit der Durchführung einer solchen Untersuchung, die für mich z. B. an der Materialbeschaffung scheitert, außerdem über den beabsichtigten Umfang der vorliegenden Untersuchungen hinausführen würde, muß ich diese späteren Zeiten vorbehalten. Die obigen wenigen Beispiele erscheinen mir dennoch ausreichend für den Nachweis, daß sich die gesetzmäßige Segmentgruppierung, die bei *Procerastea* festgestellt wurde, in den verschiedensten Gattungen der Familie der Sylliden vorfindet, und legen die Vermutung nahe, daß die Gruppenbildung ein allgemeineres Merkmal darstellt, als bisher bekannt ist. Möglicherweise sind auch die von Mesnil und Caullery bei *Syllis gracilis* beobachteten Regenerate auf eine solche gesetzmäßige Teilung zurückzuführen.

C. Phylogenetische Entstehungsmöglichkeit der Segmentgruppen.

Man kann auf Grund der Tatsache, daß der gesetzmäßigen Gruppenbildung von Segmenten eine weitere Verbreitung zukommt, während die Stolonisationsvorgänge selbst bei nahe verwandten Formen stark modifiziert sind, nicht umhin, die Segmentgruppenbildung als das phylogenetisch ältere Merkmal anzusehen, denn es scheint ausgeschlossen, daß sich ein solch auffälliges, zahlenmäßig faßbares, gemeinsames Kennzeichen unabhängig voneinander herausgebildet haben sollte. Das wäre wohl denkbar für die Erscheinung der Segmentgruppenbildung an und für sich, nicht aber für eine solche gleichen Umfangs und gleicher Folge. Die Teilungsgrenzen von *Procerastea,* die Darmeinschnürungen von *Autolytus* und die Pigmentverstärkungen bei *Pionosyllis stylifera* sind also zweifelsohne Erscheinungen homologen Ursprungs.

Ferner wird man durch die Beziehungen, die sich zwischen der Stolonisation (durch Teilung und Knospung) und den Segmentgruppen finden, zu der Annahme geführt, daß sich letztere in Verbindung mit der Verbreitung der Geschlechtsprodukte herausbildeten. Welches Gepräge diese auf die gesetzmäßige Segmentgruppierung gegründete phylogenetisch alte Form der Verbreitung der Geschlechtsprodukte hatte, dürfte mit Sicherheit schwer zu sagen sein. Wollte man sich auf den Standpunkt Malaquin's und anderer Autoren stellen, die Epigamie von der Schizogamie herzuleiten und die Stolobildung als primär anzusehen, so hätte man in *Procerastea* eine Form mit extrem reduzierten Geschlechtstieren zu erblicken, bei der die Bildung der Stolonen bis auf einen unterdrückt wurde. Jede Segmentgruppe kennzeichnete dann den letzten Bestandteil eines ehemals freiwerdenden Stolos, doch wäre ohne weiteres nicht einzusehen, daß die Reduktion bei den genannten Vertretern der verschiedenen Gattungen der Sylliden zu derselben Gruppenanordnung führte. Diese Schwierigkeit wird beseitigt, sofern man sich dazu versteht, für die außerordentlich varianten Stolonisationsformen einen Grundtyp zu suchen, den man als einen Modus der Teilung aus autotomischen bzw. architomischen Vorgängen herzuleiten bestrebt sein würde, d. h. der Zerfall von jugendlichen oder reifen Tieren und früher oder später einsetzende Regenerationsvorgänge müßten letzten Endes auch als Ausgangspunkt für die Stolonisation angesehen werden. Somit wäre man zu dem Punkte, der Erklärung finden sollte, nämlich der Ablösung von Segmentgruppen in einem Kreisschluß, zurückgekommen. — Dennoch hat eine solche Gedankenfolge viel für sich. Sicherlich hat man in den Teilungs- und Fortpflanzungserscheinungen keine ursprünglichen Verhältnisse vor sich und zweifellos fanden bei den Stammformen pro- und regressive Entwicklungen in größtem Umfange statt. Die obigen Folgerungen besagten dann lediglich, daß bei *Procerastea* losgelöste Segmente unter regenerativen Prozessen selbständige Individualität in Form von Stolonen erlangten und diese schließlich wieder verloren. Damit wäre ein Schlüssel zur Erklärung des verstreuten Auftretens des so außerordentlich charakteristischen Merkmals der gesetzmäßigen Segmentgruppierung bei einzelnen Arten verschiedener Gattungen gegeben.

Für diese Auffassung spricht weiter schwerwiegend die Reifungsfolge der Segmente, die gleichzeitig darauf hinweist, daß die abgelösten Segmente nicht jugendlich, sondern reif waren. Überall nämlich, wo man besonderes Augenmerk im Bereiche der Sylliden auf diesen Punkt richtete, konnte man feststellen, daß die Reifung der Tiere von hinten nach vorn fortschreitet (Malaquin, Potts). Im besonderen fanden, wie erwähnt, Malaquin,

Mensch u. a., und meine Beobachtungen bestätigen es, vor den Stolonen bzw. Stolonenketten der *Autolyteen* Geschlechtssegmente, was besagt, daß das Muttertier selbst Geschlechtsprodukte zur Reife bringen kann, die dann allerdings später in einen Stolo einbezogen und mit diesem frei werden.

Unmittelbar tritt die Ablösung reifer Segmente bei der Gattung *Syllis* zutage. Außerdem gibt diese Gattung durch die Mannigfaltigkeit ihrer Stoloformen aufs deutlichste einen Hinweis auf die phylogenetisch-sekundäre Ausgestaltung der Geschlechtstiere. Neben den einfachsten Stoloformen, der sogenannten Schwimmknospe von *Syllis spongicola* (Grube) und *Syllis hamata* (Albert, Grube, Malaquin), die aus einigen Geschlechtssegmenten besteht, welche sich ohne weiteres entsprechend der Reifung vom Muttertier successive trennen und mittels Schwimmborsten frei umherschwimmen, finden sich alle möglichen Zwischenformen, Tetraglene, Chätosyllis (Malmgren), *Syllis amica* (Quatrefages) bis zum sogenannten Jodastadium von *Syllis hyalina* (Grube), das in voller Ausbildung den Stolonen der Autolyteen sehr ähnlich ist. Es dürfte nun beachtenswert sein, daß die Stolonen von *Syllis hyalina* im Augenblick der Ablösung der Schwimmknospe gleichen, erst nach einigen Tagen die ersten Anzeichen der Stolokopfanlagen erkennen lassen, und darauf Stufe für Stufe die genannten Zwischenformen durchlaufen. Ganz gleich wie man über die phylogenetische Ursprünglichkeit der Schwimmknospe und der Zwischenformen denken mag, kann man im Hinblick auf diesen ontogenetischen Entwicklungsvorgang und unter besonderer Berücksichtigung der Tatsache, daß die Reifung der Gonaden bei allen Sylliden von den hinteren zu den vorderen Segmenten fortschreitet und fast allgemein nach Ablösung des Stolo am Muttertier Geschlechtssegmente zurückbleiben, in der angeführten Stufung der Stoloform das Abbild einer phylogenetischen Entwicklungsreihe erblicken, die von *Syllis hyalina* rekapituliert wird.

Für das ehemalige Reifen eines jeden Tieres spricht ferner die auffällige Erscheinung, daß Arten, die einer Gattung angehören, wo die Fortpflanzung durch Stolonen sonst allgemein Regel ist, sich neben dieser Vermehrungsform auch unmittelbar vom ungeschlechtlichen Tier durch sekundäre Modifizierung des Kopfes und der Segmente zum Geschlechtstier umgestalten können *(Autolytus longiferiens,* Malaquin) und daß umgekehrt die Fortpflanzung durch Stolonen bei Arten auftritt, wo sonst die direkte Umgestaltung zum Geschlechtstier Gesetz zu sein scheint *(Exogene gemmifera).* Wenn ich auch nicht die Ansicht vertrete, daß die epigamen Arten den ursprünglichen Entwicklungsgang beibehielten, so neige ich doch dazu, in ihnen Atavismen zu erblicken.

Wurde allein schon durch diese letzten Darlegungen die Individualität der Stolonen als eine sekundäre gegenüber dem Stammtier gekennzeichnet, so wird diese Auffassung nachdrücklich durch weitere Beobachtungen an *Procerastea* gestützt.

Als merkwürdig muß man bereits die Fälle ansprechen, wo in Modifizierung zu Geschlechtssegmenten begriffene Segmentgruppen von *Procerastea* nicht nur die fehlenden Segmente des Stolo, sondern überdies den ungeschlechtlichen Teil des Muttertieres, der den Kopf und die ersten 13 Segmente umfaßt, regenerieren (Nr. 353 und 359, Fig. 37). Zunächst sollte man doch vermuten, daß die Regeneration bis zum Stolokopf für die Weiterentwicklung des Stolo bis zur Vollreife durchaus hinreichend wäre. Immerhin kann man hier in den Ernährungsverhältnissen eine Erklärung finden, denn es liegt, da den Stolonen jegliche Differenzierung des Vorderdarmes, wie Rüssel und Proventriculus, mangelt und die Palpen fehlen oder mit den Antennen verwachsen sind, die Vermutung nahe — wenngleich noch kein unmittelbarer Beweis erbracht wurde —, daß die Nahrungsaufnahme der Stolonen eine nur untergeordnete Rolle spielt oder vielleicht vollkommen unterbleibt. Die Regeneration bis zum Stolo würde infolgedessen aus Energiemangel nicht zum Ziel führen können.

Anders liegen jedoch die Verhältnisse bei dem extremeren von Allen beobachteten Fall (Allen, Tafel XIII Abb. 7). Die alten Segmente des untersuchten Exemplares gehörten einem weiblichen Tier, das dicht mit Eiern gefüllt war, an. Die vorderen 7 Segmente desselben waren umgestaltet und mit langen Dorsalzirren und gut entwickelten Schwimmborsten versehen. Dann folgten nach hinten 23 Segmente von gewöhnlicher Beschaffenheit mit Schwimmborsten und weniger entwickelten Dorsalzirren. Auch diese waren sämtlich ursprünglich. Nach vorn hatte sich ein relativ schmales Regenerat entwickelt, bestehend aus einem vollständigen Muttertier mit Stolokopf und 13 borstentragenden Segmenten, dem eine Stolokopfanlage mit langer medianer Antenne und zwei Knospen der lateralen Antennen folgten. Dahinter waren Anzeichen von zwei weiteren Paaren lateraler Knospen festzustellen, an die sich das alte Gewebe anschloß.

Wollte man, obwohl das Stolostück bereits wohlentwickelte Eier aufweist, die obige Erklärung mangelnder Ernährungsbedingungen zur Deutung heranziehen, so steht dem entgegen, daß bei der Stolonisation von *Autolytus* an jeder der Bruchstellen ein Stolokopf angelegt werden kann und bei *Syllis hyalina* eine solche auf den Stolokopf beschränkte Regeneration beobachtet wurde, eine Wiederbildung des ungeschlechtlichen Muttertierabschnittes bei Vollreife der Stoloteile also durchaus überflüssig ist. Diese Regenerate eines Muttertieres durch Stoloteile, und zwar vor-

wiegend das letzte weisen auf eine in hohem Maße bestehende physiologische Abhängigkeit der Geschlechtstiere vom Muttertiere hin. Spräche man nun den Stolonen einen dem Muttertier gleichwertigen Individualitätsgrad zu, so stünde man vor der m. E. im Tierreiche einzig dastehenden Tatsache, daß eine spätere Generation in der Lage wäre, die ihr vorhergehende durch Regeneration zu erzeugen. Dieses Ergebnis ist an und für sich widersinnig, und somit bringen diese Beobachtungen einen Beweis dafür, daß die Individualität der Stolonen eine phylogenetisch sekundäre gegenüber dem als Muttertier bezeichneten Individuum ist. Die Stolonen sind also lediglich als individualisierte Teile des Geschlechtsabschnittes des primär geschlechtsreif werdenden Muttertieres anzusprechen, denn die Regeneration ist erst dann abgeschlossen, wenn das primäre Individuum seine ursprüngliche Gestalt wiedererlangt hat.

Eine einheitliche Erklärungsmöglichkeit für die bei den verschiedenen Gattungen *Procerastea, Autolytus* und *Pionosyllis* beobachtete identische Segmentgruppierung würde also ergeben, daß ursprünglich jedes Individuum zum Geschlechtstier wurde, sich vom Hinterende entsprechend der Reifung der Gonaden Gruppen von Segmenten an den oben angeführten gesetzmäßigen Grenzen loslösten und wieder ersetzt werden konnten. Regenerative Prozesse führten zur sekundären Individualisierung der Gruppen und zeitigten die verschiedensten Stolonisationsformen. Bei *Procerastea* kam es entweder direkt oder nach sekundärer Reduktion mehrerer Stolonen zur Bildung von nur einem Geschlechtstier und es bildete sich die Besonderheit heraus, daß unabhängig hiervon das Stammtier vor und auch während der Stolobildung autotomisch in Segmentgruppen zerfallen kann und sich alle Teilstücke zu vollständigen Stammtieren zu regenerieren vermögen, wodurch das Bild einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung geboten wird. Ja selbst vollreife Tiere können sich noch in gleicher Weise teilen und regenerieren. — Bei *Autolytus* hingegen erhielten sich die ehemaligen Teilungsgrenzen der reifen Geschlechtssegmente in Form von Darmeinschnürungen und jede der hierdurch gekennzeichneten Segmentgruppen kann nach vorn zu einen Stolokopf knospen und nach hinten zu entweder Stoloketten entwickeln oder normale Segmente regenerieren, solange der Zusammenhang mit dem Muttertier besteht. — Über *Pionosyllis stylifera* liegen außer der angeführten Beobachtung, wonach die Grenzen der Segmentgruppen durch stärkere Pigmentierung hervortreten und für autotomische Teilungen maßgebend sind, keine näheren Untersuchungen vor.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Procerastea halleziana wurde im November 1919 zum ersten Male im Bereiche der Nordsee angetroffen.

Das bearbeitete Material ist im August 1920 auf Helgoland gesammelt worden, wo es auf Tubularienkolonien, die an Flößen des Pontonhafens saßen, lebte. Es umfaßt etwa 400 Tiere, von denen sich ungefähr 390 im Zustande der Regeneration befanden.

Die Objekte unterscheiden sich von den Allen'schen (Plymouth 1914 und 1919) durch den höheren Entwicklungsgrad der Stammtiere, die bei der Teilung fast ausnahmslos mehr oder weniger weit entwickelte Stoloköpfe aufwiesen.

Der Wurm vermag sich ebenso wie die Allen'schen Tiere an gesetzmäßig gelegenen Segmentgrenzen hinter dem 7., 9., 11., 13., 16., 19., 22., 26., 30., 33. usw. Segment zu teilen, wodurch eine Auflösung in Segmentgruppen zustandekommt. Während diese im mittleren Körperabschnitte mit wenigen Ausnahmen eine vollkommene ist, bleiben am minimalen Kopf- und Schwanzstück häufig mehrere Gruppen zurück. Die Auflösung vollzieht sich bei der Reifung des Stolo (unter natürlichen Verhältnissen) anscheinend vollständiger als bei jugendlicheren Tieren, fällt aber an der Grenze, wo sich der Stolokopf entwickelt, stets aus, so daß Kopf- und Mittelstücke mit einem Stolokopf auftreten.

Auch die Regeneration erfährt durch die eingeleitete Stolonisation keine Hemmung. Selbst 7segmentige Kopf-, 2segmentige Mittel- und 5segmentige Schwanzstücke ergänzen sich zu vollständigen Tieren. Die regenerierten Vorder- und Hinterenden lassen die dem Stammtier eigentümliche Segmentgruppenfolge erkennen, so daß die alten Segmente gewöhnlich ihre ursprüngliche Ordnungszahl im Regenerat wiedererlangen. Nur in den Vorderenden tritt, sobald die Regeneration von dem ungeschlechtlichen Abschnitt ausgeht, zumeist ein Mehrersatz von 1 bis 4 Segmenten ein. Bei der Regeneration von Mittelstücken überwiegt die Geschwindigkeit im Vorderende gegenüber der im Hinterende. Der Stolo kann von sämtlichen Teilstücken regeneriert werden, selbst dann, wenn die ursprünglichen Segmente dem ungeschlechtlichen Teile des Stammtieres angehörten.

Im Vergleich zu den Beobachtungen Malaquin's und Allen's wird der Stolokopf bei den Helgoländer Regeneraten früher angelegt. Die Ursache hierfür muß in dem fortgeschritteneren Entwicklungszustande der Tiere im Augenblick der Teilung gesucht werden.

Die anormale Lage der Stoloköpfe erklärt sich durch Mehr- oder Minderbildungen bei der Regeneration des ungeschlechtlichen Vorderendes. Doppelbildungen von Stoloköpfen findet man ebenfalls stets in Verbindung mit anormal regenerierten Vorderenden. Bei diesen Objekten traten offenbar zu den bereits im Stammtier bestehenden

formativen Reizen weitere vom anormalen Vorderregenerat ausgehende hinzu, die beiderseits zur vollen Auswirkung gelangten. Für die Teilung von anormalen Regeneraten kann dementsprechend entweder die Segmentgruppierung im Stammtier oder die neue im Regenerat bestimmend wirken. Ein Objekt mit kleinem seitlichem Schwanzstück ist auf unvollständige Teilung des zwei alte Segmentgruppen umfassenden Mittelstückes zurückzuführen.

Wiederholte Neubildungen fanden sich in größerer Zahl und lassen erkennen, daß solche unter natürlichen Verhältnissen nicht zu Seltenheiten zählen.

Eine nähere histologische Untersuchung der Dissepimente führte zur Feststellung zweier Muskelsysteme, ergab aber keine Besonderheiten für die gesetzmäßigen Teilungsgrenzen. Dafür zeigten sich einige andere Merkmale für die engere Zusammengehörigkeit der Segmente einer Gruppe. Einige Regenerate ließen deutlich ein den Segmentgruppen entsprechendes sprunghaftes Fortschreiten der Entwicklung erkennen und bei einer großen Zahl von Regeneraten aus Kopfstücken äußerte sich dieses in der Ausbildung der Borsten. Überdies traten bei einem Objekt Zerfallserscheinungen innerhalb nur einer Gruppe zutage.

Die Bildung des differenzierten Vorderarmes geht bei der Regeneration von dem Ektoderm aus; gleichzeitig wandern Ektodermzellen ein, die die Grundlage für die mesodermalen Elemente bilden und sich an der Wachstumszone verdichten. Im Hinterende wandern Ektodermzellen von der dorsalen Mittellinie aus ein.

Da die Stolonisationserscheinungen durch die Teilungsvorgänge durchkreuzt werden, müssen äußere Reize als Anlaß zum Zerfall angenommen werden. Infolge der Vermehrung der Individuenzahl liegt zwar ein Übergang zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung vor, nicht aber Architomie im Wechsel mit Schizogamie (Stolonisation) und geschlechtlicher Vermehrung. *Procerastea* verfügt also über Autotomie verbunden mit weitgehendem Regenerationsvermögen.

Die Teilungsvorgänge stehen in engerer Beziehung zur Geschlechtsreife, denn

1. wirkt diese nicht hemmend, sondern anscheinend fördernd auf die Trennung der Segmentgruppen; auch weisen ältere Exemplare eine stärkere Dissepimentmuskulatur auf als jüngere.
2. Ferner ließ eine Untersuchung von *Autolytus prolifer* (O. F. Müller) erkennen, daß die Stolobildung, die Knospung der Stoloketten und die Regeneration von genau denselben Segmentgrenzen ausgeht wie die Regeneration von *Procerastea*. Diese Grenzen treten im Muttertier durch tiefe Darmeinschnürungen hervor.
3. Dieselbe Segmentgruppierung findet sich auch noch bei anderen Sylliden *(Pionosyllis)* und ihr kommt anscheinend eine weitere Verbreitung zu. Bei *Pionosyllis stylifera* wird sie sogar durch stärkere Pigmentstreifen angedeutet.

Diese engen Beziehungen der Segmentgruppenbildung zur Geschlechtsreife, die sich trotz verschiedenster Stolonisationsmodi bei entfernten Arten vorfindet. kennzeichnet die Gruppenbildung als ein altes phylogenetisches Merkmal und legt die Vermutung nahe, daß sie sich in Verbindung mit der Verbreitung der Geschlechtsprodukte herausbildete.

In Anerkennung der Folgerungen Malaquin's, der die epigamen Formen von den schizogamen herleitet, muß angenommen werden, daß ursprünglich jedes Tier geschlechtsreif wurde und zur Verbreitung der Sexualzellen Gruppen von Segmenten ablöste, die unter regenerativen Vorgängen Selbständigkeit in Gestalt von Stolonen erlangten und zum Teil wieder verloren.

Diese Auffassung wird gestützt

1. durch die Reifungsfolge der Segmente, die bei allen Sylliden von hinten nach vorn fortschreitet,
2. durch die Tatsache, daß vor den Stolonen gelegene Segmente des Muttertieres geschlechtsreif werden, weshalb die Annahme einer ehemaligen Reifung des Muttertieres berechtigt erscheint,
3. durch die unmittelbare Ablösung von Geschlechtssegmenten bei Arten der Gattung *Syllis,* die sich entweder gar nicht oder erst später zu Stolonen umgestalten (Schwimmknospen von *Syllis spongicola* und Stolo von *Syllis hyalina),*
4. durch das Vorkommen epigamer Formen bei Arten von Gattungen, bei denen sonst ganz allgemein Stolonisation stattfindet (Atavismen),
5. durch die vollständige Regeneration der Stammtiere von *Procerastea* durch reifende und reife Segmentgruppen, woraus hervorgeht, daß die Individualität der Stolonen phylogenetisch sekundär erworben wurde.

Anhang. Tabellen.

Tabelle I.

Kopfstücke.

Lfd. Nr.	urspr. Segm.	reg. Hinterende b. Segm.	reg. Hinterende bl. Segm.	reg. Hinterende W-Zone	regen. Stolo-köpfe	Summe d. b. Segm.	Zahl der Ob-jekte	Figur Nr.
1		9	3	W	—	16	1	
2	7	22	3	W	—	29	1	1
3		36	3	W	—	43	1	
Summe	7	—	—	—	—	—	3	
4—12		—				9	9	
13—17		—		K		9	5	
18		4		W		13	1	
19		4	6	W		13	1	2
20		7	3	W		16	1	
21	9	10		W		19	1	
22		24		W		33	1	
23		25		W		34	1	
24		39		W	II	48	1	3
24a	$10^1/_2$	—		—		$10^1/_2$	1	
24b		—		W		$10^1/_2$	1	
Summe							21 (12	
25—32		—	—	—		11	8	
33—41		—	—	W		11	9	
42—43		—	2	W		11	2	4
44		—	3	W		11	1	
45		2	9	W		13	1	
46		2	3	W		13	1	
47		4	3	W		15	1	
48		5	3	W		16	1	
49	11	5	3	W		16	1	
50		8	—	W		19	1	
51		8	6	W		19	1	5
52		14	4	W		25	1	
53		15	—	W		26	1	
54		16	—	W		27	1	
55		24	—	W	I	35	1	
56		32	5	W	II	43	1	
57		34	—	W	II	45	1	
Summe	11						33 (25)	
58-65						13	8	
66—67	13			W		13	2	
68		9		W		22	1	6
69		13	4	W		26	1	
Summe							12 (4)	

Lfd. Nr.	urspr. Segm.	reg. Hinterende b. Segm.	reg. Hinterende bl. Segm.	reg. Hinterende W-Zone	alter Stolo-kopf	Summe d. b. Segm.	Zahl der Ob-jekte	Fig. Nr.
70	15	18	—	W	II	33	1	
71—78					vorh.	16	8	
79—87				K	I	16	7	7,49
88—97				K	II	16	10	51
98				K	III	16	1	
99—100		3		W	II	19	2	
101		3		W	I	19	1	
102		3	3	W	II	19	1	
103		3		W	II	19	1	
104		4	6	W	III	20	1	
105		4	4	W	III	20	1	
106—7		6		W	II	22	2	
108—9		6	6	W	II	22	2	
110—111	16	9	6	W	II	25	2	
112—113		10		W	II	26	2	50
114		10	4	W	II	26	1	
115		10	6	W	III	26	1	
116		10	10	W	III	26	1	
117		12	2	W	I	28	1	
118		13	7	W	II	29	1	
119		14		W	I	30	1	
120—2		14		W	II	30	3	
123		15		W	II	31	1	
124		16		W	II	32	1	8
125		17	1	W	II	33	1	
126		18	4	W	II	34	1	
127		20	1	W	II	36	1	
128		22	4	W	II	38	1	
129		22	4	W	II	38	1	
130		25		W	II	41	1	
131		27	10	W	II	43	1	
132		29	W	W	I	45	1	
133		35	8	W	III	51	1	9,52
134		46	5	?	III	62	1	
Summe	16						62 (56)	
135—6				K	I	19	2	
137	19	19		W	III	38	1	10
138		10+x	abgebr.		I	—	1	
Summe	19						4	
139	22			K	II		1	
140	34	10		W	II		1	

Die bei den Summen in Klammern angeführten Zahlen beziehen sich auf die *regenerierten* Kopfstücke.

Tabelle II. **Mittelstücke.**

Laufende Nr.	regen. Vorderende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	alte Segm.	regen. Hinterende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	Stolokopf	Summe d. b. Segm.	$\frac{H}{S}$-100	Zahl der Objekte	Figur Nr.	Bemerkungen
141			K				K				1		
142—3			A				W				2	11	
144	4	5		2	11		W P		17		1	12	
145	12				27		W P		41		1	13	verm. Reg. aus (12, 13)
146	10		W		31	3	W P	reg. I	43		1	14	„ „ „ (10, 11)
147	10				5 + x	abg.	abg.		?		1		„ „ „ (10, 11)
Summe				2							7		
148—50			K				K		3		3	15,55	
151—2			K				W P		3		2	16,56	
153—6			A				W P		3		4		
157			A			1	W P		3		1		
157a			A		3	3	W P		6		1		
158	4	2	W			4	W P		7		1		
158a	7		W		4		P		14	(36)	1		
159	5	2	W		7	5	W P		15	58	1	17	
160	6	2	W		8		W P		17	57	1		
160a	8	2	W		5	2	W P		16	38	1		
161	10	3	W		11		W P		24	52	1		
161a	10				25		W P		38	71	1	18	
162	14	4	W		7		W P		24	33	1	22	
162a	13				6				22	32	1	21	
163	14		W		10		W P		27	42	1		
164	14	2	W		12		W P		29	46	1		
164a	14	1	W		15		W P		32	52	1		
165	15	1	W		11		W P		29	42	1		
166	15	1	W		14	2	W P		32	48	1		
166a	15		W	3	20		W P		38	57	1		
167	16	3	W		5		P		24	24	1		
168	16		W		11		W P		30	41	1		
169	16		W		15	3	W P		34	48	1		
170	16		W		15		abg.		?	—	1		
171													
172	16		W		18		W P		37	53	1		
173	17		W		18	3	W P		38	51	1		
174	17		W		21		W P		41	55	1		
175	18				22		W P		43	55	1	19	
176	17½				27		W P		47½	61	1	20	
177	18				26		W P	I ?	47	59	1		Objekt stark kontr.
178	18				31		P	I ?	52	63	1		„ „ „
179	19				19	1	W P	?	41	50	1		„ „ „
180	20				30		W P	?	53	60	1		
181	21				23		W P		47	52	1		
182	22		W		8		W P		33	27	1		
183	26	2	W		12		W P		41	31	1		
184	26		W		14		W P		43	35	1		vielleicht Reg. aus
185	30		W		11	2	W P		44	27	1		4 Segm.
Summe										52,5	44		

K = Regenerationsknospe, A = Knospe mit Antennen, W = Wachstumszone, P = Pygid, abg. = abgebrochen.

Fortsetzung der Tabelle II.

Mittelstücke.

Laufende Nr.	regen. Vorderende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	alte Segm.	regen. Hinterende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	Stolo-Kopf	Summe d. b. Segm.	$\frac{H}{S}$-100	Zahl der Objekte	Figur Nr.	Bemerkungen
186—190									4		5		
191—192			K				K		4		3		
192a			K				W P		4		1		
193—195			A				W P		4		3		
195a			A			5	W P		4		1		
196—197			A			3	W P		4		2	23	
198		7	W		2	5	W P		6		1	24	
199		4	W		4	4	W P		8	55	1		
200	8	5	W		11		W P		23	58	1		
201	11		W		15		W P		30	58	1		
201a	11		W		25		W P	I	40	70	1		
201b	10	—	W		38		W P	I	52	79	1		
202	12	2	W		9		W P		25	43	1		
203	13	1	W		9		W P		26	41	1		
204	14	2	W		13	3	W P		31	48	1		
205	14	2	W	4	17		W P		35	54	1		
206	14	2	W		11		W P		29	44	1		
207	15	1	W		15		W P		34	50	1		
208	16		W		14		abg.		—		1		letztes urspr. Segm.
209	16	2	W		15	2	W P		35	48	1		sehr groß
210	16	3	W		15	1	W P		35	48	1		
211	19		W		6	3	W P		29	24	1		
212	18		W		7		W P		29	28	1		
213	18	2	W		10		W P		32	36	1	25	
214	19		W		10		W P		33	34	1		
215	19	5	W		abg.		—		—	—	1		
216	20	2	W		13	3	W P		37	39	1		
217	22		W		abg.		—		—		1		
218	22	4	W		20	2	W P		46	48	1		
219	23		W		24	1	W P	I	51	51	1		
220	26		W		24		W P	I	54	48	1		
221	28				22		W P	I?	54	44	1		
Summe				4						46	41		
222	11			6	3	abg.					1		vielleicht 8—13
223			A	5½			P				1		3 Segm. 3 Parap.
224	17		W	6	4		P		27	19	1		Segm. der hint. Reg.
225				7							1		Wunde verheilt
226				8							1		2 Gruppen zu 4
227				8							1		2 „ „ 4
228	20		W	8	27		W P	?	55	59	1		2 „ „ 4
229				8							1		2 „ „ 4
230			A	8½			P				1		6 Segm. 2 Parap. v.
231			A	9½			P				1		verm. 8—16
232	17	2	W	10	17	3	W P		44	50	1		verm. 17—26
233	18		W	14	9		W P		41	50	1		

Tabelle IIa.

Mittelstücke mit Stolokopf.

Laufende Nr.	regen. Vorderende			alte Segm.	regen. Hinterende			alter Stolok.	Summe der b. Segm.	Zahl der Objekte	Figur Nr.	Stolok. über Segm.	Lage der alten Segm.
	b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone		b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone						
234			A	5			P	II		1		3	12–16
235			A	5			P	I		1	26	3	12—16
236			A	5		3	P	II		1	27	3	12—16
237			A	5			P	II		1		3	12—16
238			A	5			P	II		1		3	12—16
239	9	2	W	5	6		W P		20	1			?
240	12			5	20		W P	I	37	1		3	12—16
241	11			5	23	3	W P	II	39	1	28	3	12—16
242	9	1	W	5	25	4	W P	I	39	1		3	12—16
243	9	2	W	5	30		W P	I	44	1		3	12—16
244	12			5	30		W P	I	42	1		3	12—16
245	12			5	30		W P	I	42	1		3	12—16
247	10		W	5	36		W P	I	50	1	29	3	12—16
248			K	5			W P			1			?
249			K	5			W P			1			?
250	abg.			3			W P	II		1		1	14—16
251				3				II		1		3	12—14
252				6	32	2	W P	II		1		1	14—19
253	9			9			P	II	18	1	41	7	8—16
254				10				I		1		5	10—19
255	11			10	37		W	I	58	1		5	10—19

Tabelle III.

Schwanzstücke.

Laufende Nr.	reg. Vorderende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	Stolo-kopf	altes H-ende	Summe d. b. Segm.	viell. Reg. aus	Figur Nr.
256	23	3	W		5	28	4	30
7	16		W		9	24		
8	26	2	W		8	34		
9	22		W		9	31	7	
260	24		W		10	34	7	
1	25		W	I	10	35		
2	30		W	I	10	40		
3	22	4	W		11	31		
4	26	3	W	I	11	37		
5	31		W		11	42		48
5a	14		W	I ?	11	25		
6	17		W		12	29		
7	19		W		12	31		
8	21	1	W		13	33		32
9	22	2	W		12	34		
270	26	2	W	I	12	38		
1	26		W	I	12	38		
2	26		W	I ?	12	38	8	
3	27	3	W	I	12	39		
3a	38		W	I	12	50		
4	24	2	W	—	13	37		
5	25	4	W	I ?	13	38		
6	26		W		13	39	11	
7	28		W	I	13	41		
8	15		W		14	29		
9	19		W		14+x	—		
280	25	3	W		14	37		
1	26		W	I ?	14	40		
2	28	3	W	I ?	14	42		
3	33		W	II	14	47		
4	33	1	W	II	14	47		
5	17	2	W		15	32		
6	17	2	W		15	32		
7	19		W		15	34		
8	—		K A		15	16		31
9	16		W		16	32		
290	21	2	W		16	37		
1	23		W		16	39	8	
2	24		W		16	40		
3	31		W	I	16	47		
4	33		W	I	16	49		
5	33	3	W	II	16	49		
6	26		W		17	43		
7	26	4	W		17	43		
8	28		W	I	17	46		
9	21		W		18	46		
300	21	1	W		18	39		
1	33		W		18	51		
2	29	3	W	II	19	48		
3	33	1	W	II	19	52		
4	22		W		20	42		
5								
6	28		W	I	20	48	3 Seg.	
7	35		W	I	20	55		33
8	22	4	W		21	43		
9	24		W		21	45		
310	30		W	I	21	50		34

Laufende Nr.	reg. Vorderende b. Segm.	bl. Segm.	W-Zone	Stolo-kopf	altes H-ende	Summe d. b. Segm.	viell. Reg. aus	Figur Nr.
311	32		W	II	21	53		
2	16		—		22	38		
3	19		W		22	41		
4	19		W		22	41		
5	23	1	W	I	22	45		
6	17	3	W		23	40		35
7	19		W		23	42		
8	20		W		23	41		
9	26			I	23	49		
320	30			II	23	53		
1	31			III	23	54		
2	32		W	II	23	55		
3	18				23	42		
4	20			II	24	44		
5	23	3	W		24	47		
6	24		W		24	48		
7	25			I	24	49		
8	18				24	43		
9	22		W	I	25	47		
330	25		W	I	25	50		
1	19			I	25	45		
2	21		W	I	26	47		
3	22			I	26	48		
4	23			I	26	49		
5	28			II	26	54		36
6	28		W	II	26	54		
7	17	3	W		27	40		
8	18				27	45		
9	19				27	46		
340	24		W	I	27	51		
1	26		W	I	27	53		
2	18				28	46		
3	19		W		28	47		
4	22	2		I	28	50		
5	25			II	28	53		
6	26			I	28	54		
7	15		W	I	29	44		
8	19				29	48		
9	19			I	30	49		
350	23			I	30	53		
1	28			I	30	58		
2	30		W	I	30	60		
3	25			II	31	56		
4	21			II	31	53		
5	19			I	33	52		
6	17			II	35	52		
7	17			I	35	52		
8	21			II	35	55		37
9	20			II	35	56		
360	10			I	37	47		
1	18			II	37	55		
2	18			I	38	56		
363	25			III	40	65		
4					13			
5	Bruchstücke				17			
6					19			

Tabelle IV. **Vollständige Tiere.**

Laufende Nr.	borst. Segm.	b. lose Segm.	W-Zone	Stolokopf	Bemerkungen	Laufende Nr.	borst. Segm.	b. lose Segm.	W-Zone	Stolokopf	Figur Nr.	Bemerkungen
367	43		W P	I		375	51		W P	II		
8	43	3	W P	II		6	54		W P	?		Schwanz degeneriert
9	42		W P	—		7	54		W P	II		
370	44		W P	?	*12. Segm. trägt 2 Parap.	8	54		?			
1	46	2	W P	I	an der rechten Seite	9	55		W P	III		alle Segmente tragen
2	48		W P	I		380	59		W P	?		Dorsal-Zirren
3	50		W P	I	**Schwanz degen.	1	59		W P	III		„ „ „ „
4	50		W P	—		2	63	3	W P	III	38	„ „ „ „

Summe: Mittlere Segmentzahl:

Tabelle V. **Anormale Bildungen.**

Laufende Nr.	Vorderende							Hinterende		Summe der b. Segm.	Figur Nr.	Bemerkungen
	Zahl d. b. Segm.	Nr. d. kl. Segm.	2 Parap. am	1. Stolokopf Lage	1. Stolokopf Stad.	2. Stolokopf Lage	2. Stolokopf Stad.	borst. Segm.	b.lose Segmente			
385	17	10		15	II			3	— W P	20		
6	17	12		15	II				Knospe	17		
7	17	12		15	II			1	— W P	18	39	
8	16	12		15	II				—	16		
9	18	11		16	III			40	W P	58	40	
390	25	13		20	I			14	W P	39	42	
1	16			13	II			2	W P	18		
2	15½		9. r.	13	II	14	I—II	3	W P	18½	43	
3	—		8. r.	13	III	14	III		—	65	44	20.—50. Segm. m. Dorsalz.
4	15	11		13	II	14	II	20	8 + W P	35		11. Segm. nur 1 Parap.
5	18	13	12. r. 14. r.	14	II	16	II	25	5 + W P	43	45	

r = rechts, l = links.

Tabelle VI. **Wiederholte Teilungen und Regenerationen.**

Laufende Nr.	alte Segmente	Lage des Teilstücks	1. Regenerat vorn	1. Regenerat hinten	2. Regenerat vorn	2. Regenerat hinten	Stolokopf Lage	Stolokopf Stad.	Summe der b. Segm.	Figur Nr.	2 Parapod. am
396	5 (12.—14.)	Mittelstück	4 + x	x	K	verheilt	7	II	9	46	am 5. Segm.
7	3	„ „	8 + x	18+W P	verheilt	—	—	—	29		
8	4 (23.—26.)	„ „	K + 22	x		K	14	II	26		
9	9 (K + 9	Kopfstück	—	24		K		?	33		
400	2 (8, 9)	Mittelstück	x	17 + x		—			19		
401	3 +4	Mittelstück	17 + W	23	Bifurkation					47 a. b.	

Tabelle VII. **Material vom 22. November 1919, Helgoland, Ostdamm II.**

a) Vollständige Tiere.

Laufende Nr.	borst. Segm.	borstenlose Segm.	W P	Stolokopf	Dorsal-Zirren	Einschnürungen hinter Segment												
1	51	7	W P	I			16				30	34						
2	48		W P															unklar
3	50	8	W P					19	22					40	43	46	49	
4	52		W P															unklar
6	52	6	W P															unklar
6	53		W P	II								34	38		43			
7	53	4	W P															unklar
8	54	6	W P															unklar
9	54	6	W P			14	16	19	22	26	30	34	38	41				
10	54	14	W P					19	22	26	30	34	38	42	45	48	54	
11	61	—	W P	II	angelegt													unklar
Summe 14	Mittel 53																	

mittlere Segmentzahl 53
mit Stolokopf 27 %

Ferner tragen 5 lange Kopfstücke ohne Regenerat keinen Stolokopf.

b) Kopfstücke mit Regenerat.

Laufende Nr.	urspr. Segmente	reg. b. Segmente	regen. bl. Segmente		Summe der b. Segmente	Stolokopf
12	11	39	—	W P	50	—
13	16	35	—	W P	51	—
14	16	13	8	W P	19	—

c) Mittelstücke mit Regenerat.

Laufende Nr.	reg. Vorderende	urspr. Segmente	reg. Hinterende b. und bl. Segmente	Summe der b. Segmente	Stolokopf
15	12	5	27 + 7 + P	44	—
16	19	14	Knospe	33	—

d) Schwanzstücke mit Regenerat.

Laufende Nr.	regen. Vorderende b. Segmente	urspr. b. Segmente	Summe der b. Segmente	Stolokopf
17	28	25 + P	53	—
18	14	28 + P	42	—

Literatur.

Abel, M. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochäten. Zeitschrift f. w. Zool., Bd. 73. 1902.

Allen, C. J., Regeneration and reproduction of the Syllis *Procerastea*, Phil. Transact. Roy. Soc. London 1923.

Augener, H., Polychäten von den Aukland- und Campbell-Inseln. (Mortensens Pacific Exped. 1914—16) Saertryck af Vindensk. Medd. Fra Dansk nat. Foren. Bd. 75.

— Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas. Polychäten. Hamburg 1918.

Dehorne, La zone de scissiparité chez Naidiomorphes. Bull. Mus. Paris 1916.

Gravier, Ch., Contribution à l'étude des annélides polychètes de la Mer Rouge. I. Ann. Sci. Nat. 1900.

— Sur une nouvelle espèce de genre *Procerastea* Langerhans (P. Perrieri) de Saint-Vaast-la Hougue. Bull. Mus. Paris 1900 Nation Hist. Nat.

— Contribution à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les annélides polychètes. Ann. Sci. Nat. Tome IX. 1909.

Galloway, P. W., Observations on non-sexual reproduction in Dero vaga. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Voll. 35. 1899.

Janda, V., Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* (Hoffm.) Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 34. 1912.

Jvanow, P., Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 85. 1907.

Kennel, I. v., Über *Ctenodrilus pardalis*. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 5. 1882.

Korschelt, E., Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Marburg. 1897.

— Regeneration und Transplantation. Jena 1907.

— Regenerations- und Reduktionsvorgänge. Ber. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt a. M. Bd. 42 1911.

— Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 117. 1918.

— Beobachtungen und Versuche an *Ctenodrilus monostylos*. Zeitschr. f. angew. Anatomie und Konstitutionsl. Berlin 1917.

— Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monostylos* Zeppelin. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 65. Berlin 1919.

— Regeneration und Transplantation. 1. Bd. Regeneration. Berlin 1927.

—, u. Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Allgem. Teil. 4. Jena 1910.

Malaquin, A., Sur la reproduction des *Autolyteae*. C. R. Ac. Sci. 111. Paris 1890.

— Recherches sur les Syllidiens. Lille 1893.

Mensch, Stolonisation in *Autolytus varians*. Journ. Morphol. Vol. 16. 1900.

— On the variation in the position of the stolon in *Autolytus*. Biol. Bull. Vol. 1. 1900.

— On the life histery of *Autolytus cornutus* and alternate generation in Annelids. Amer. Natural. Vol. 44. 1900.

Meyer, Zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Autolytus hesperidum*. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.

Mesnil, F., Sur un cas de régénération de la partie antérieure du corps et de la trompe chez un Syllidien. C. R. Soc. Biol. t. LIII 1901.

U. Caullery, Sur L'organisation et la biologie d'un Syllidien habitant un sable compact. Bull. Soc. Zool. France. t. 40. 1915.

— Sur un processus normal de fragmentation suivie de régénération chez un annélide polychète: Syllis gracilis. C. R. Acad. Sci. t. 169. Paris 1919.

Michel, A., Sur la régénération chez les Annélides. Bull. Sc. France et Belg. t. 31. 1898.

— Sur la valeur paire de parties impaires et sur la dissymmétrie de parties paires, d'après des Syllidiens en stolonisation et en régénération. C. R. Acad. Sci. t. 149. 1909.

— Sur des cas de céphalisation anormalement multiple chez des Syllidiens en stolonisation C. R. Acad. Sci. t. 148. 1909.

— Régénération ches les Syllidiens, spécialement régénération céphalique et postcéphalique, et régénération caudale en un écusson germinal persistant. Ebenda.

Morgan, Th. H., Regeneration. übers. von M. Moszkowski-Leipzig 1907.

Morgulin, S., Über die Regeneration von isolierten Segmenten und kleinen Teilstücken bei Würmern. Arch. f. Entwicklungsmech.. Bd. 31. 1911.

Müller, C., Regenerationsversuche an *Lumbriculus* und *Tubifex.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 26. 1908.

Mrázek, A., Die Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsorgane von *Lumbriculus variegatus* Zool. Jahrb. Anat. Abtl. Bd. 23. 1906.

Pruvot, Sur la formation des stolons chez les Syllidiens. C. R. Acad. Sci. Vol. 108. 1890.

Przibram, H., Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 19. 1905.

— Experimentalzoologie. Bd. 2. Regeneration. Leipzig 1909.

Potts, F. A.. Methods of reproduction in the Syllids. Spengel: Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 3. 1913.

Rievel, H.. Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.

Schneider. Zur Entwicklung von *Pionosyllis pulligera* Langerhans Zool. Anz. Bd. 44. 1914.

Tirala, L., Regeneration und Transplantation bei *Criodrilus lacuum.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 35. 1913.

Weismann, A., Tatsachen und Auslegung in Bezug auf die Regeneration Anat. Anz. Bd. 15. 1890.

Zeppelin. Graf M., Über den Bau und die Teilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos.* Zeitschr. f. wissenschaftliche Zool. 39. 1883.

Figurenerklärung.

1. *Procerastea.*

Nr. der Figur (Tafel I):	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
lfd. Nr. der Tabellen (Anhang):	2	19	24	42	51	68	80	124	133	137	142	144	145
Vergrößerung:	12	20	12	20	20	20	20	12	12	20	20	20	20
Nr. der Figur (Tafel I):	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
lfd. Nr. der Tabellen (Anhang):	146	148	152	159	161a	175	176	162a	162	196	198	214	235
Vergrößerung:	20	20	20	20	20	20	12	20	20	20	20	20	20
Nr. der Figur (Tafel II und III):	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
lfd. Nr. der Tabellen (Anhang):	236	241	247	256	288	268	307	310	316	335	358	382	387
Vergrößerung:	20	20	20	20	20	20	20	20	20	12	20	12	12
Nr. der Figur (Tafel II und III):	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
lfd. Nr. der Tabellen (Anhang):	389	253	390	392	393	395	396	401	265	79	113	91	133
Vergrößerung:	12	12	20	12	12	12	12	20	20	20	20	20	12

Figur Nr. 53 und 54 (Tafel III): Verlauf der Dissepimentmuskelfasern von *Procerastea.*

Figur Nr. 55 (Tafel III): Medianschnitt durch die Regenerationsknospe des Vorderendes von Objekt Nr. 148 (Fig. 15). Vergr. 420.

Figur Nr. 56 (Tafel III): Medianschnitt durch regeneriertes Vorderende von Objekt 152 (Fig. 16). Vergr. 250.

Zu Figur Nr. 55 und 56: ae altes Körperepithel, an Antennenanlage, c Kutikula, db Biegung der dorsalen Knospenzellen, dg dorsales Ganglion, diss Dissepimente, ez einwandernde bzw. eingewanderte Zellen des Körperepithels, g Grund des ektodermalen Vorderdarmes, m kontrahierte Muskulatur der Dissepimente, md altes Mitteldarmepithel, n Bauchmark, p Parapodialdrüsen, re regeneriertes Körperepithel, vb Biegung der ventralen Knospenzellen, vd regenerierter Vorderdarm, vz ventrale Platte eingewanderter Zellen des Körperepithels.

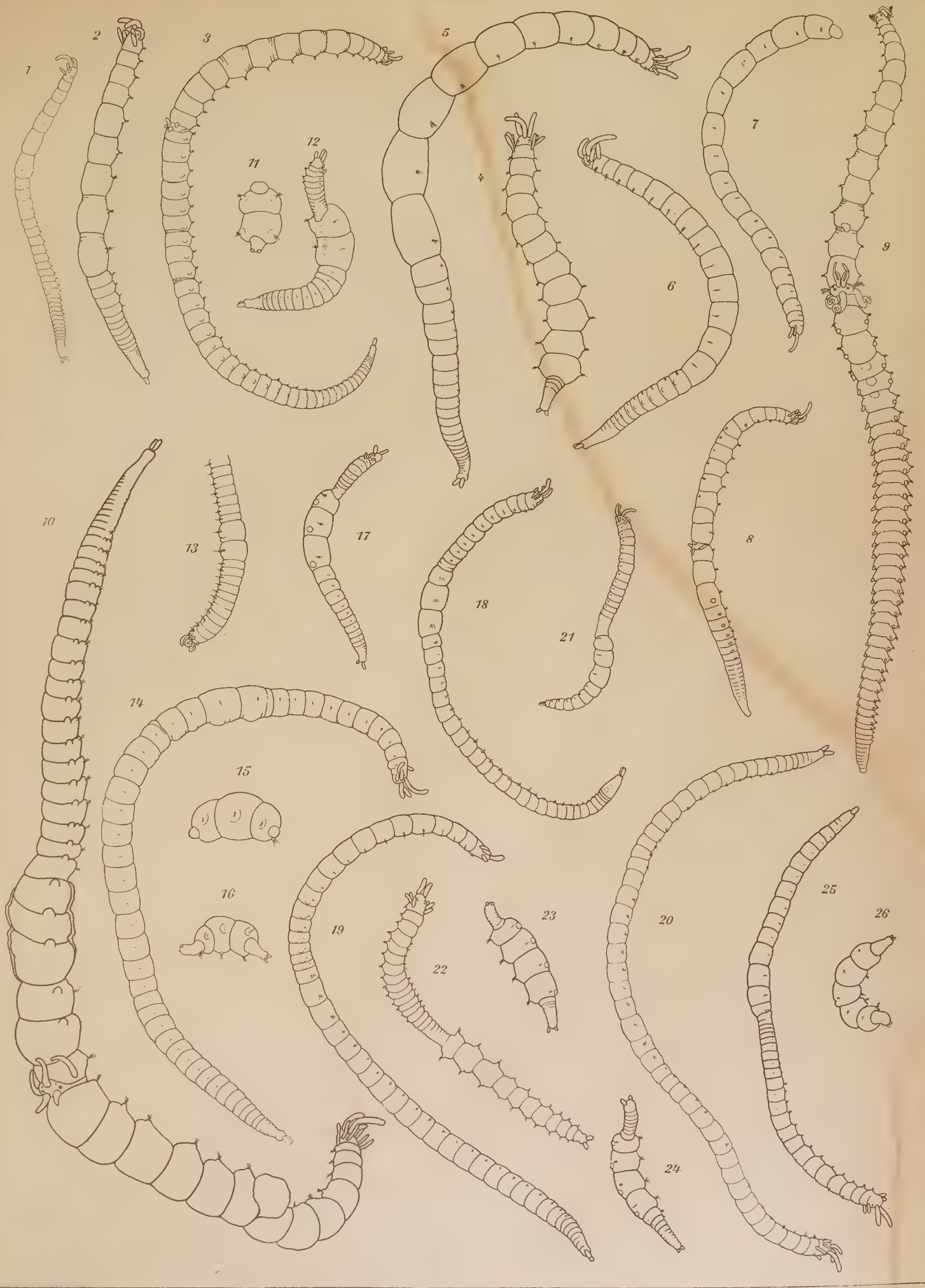
2. *Autolytus prolifer.*

Figur Nr. 57 (Tafel III): Optischer Medianschnitt durch ein Muttertier (Tabelle 10, Nr. 18). Vergr. 20.

Figur Nr. 58 (Tafel III): Optischer Frontalschnitt durch ein Muttertier (Tabelle 10 Nr. 15). Vergr. 20.

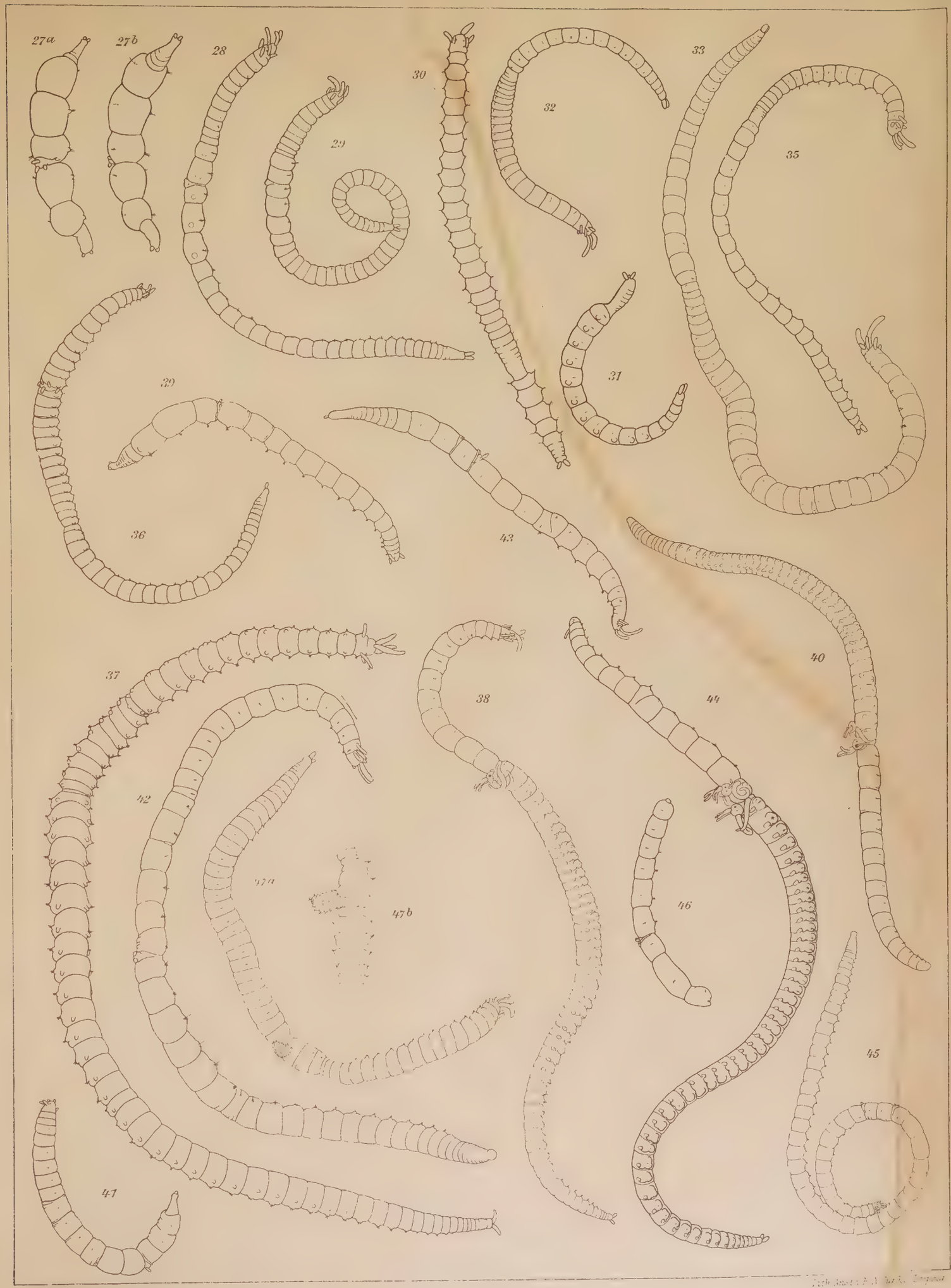
3. *Pionosyllis stylifera.*

Figur Nr. 59 (Tafel III): Bruchstück mit Pigmentstreifen an den Grenzen der Segmentgruppen. Vergr. 20.

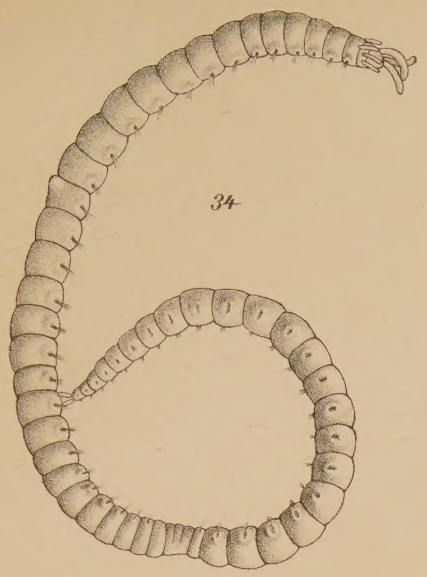


H. Langner [illegible]

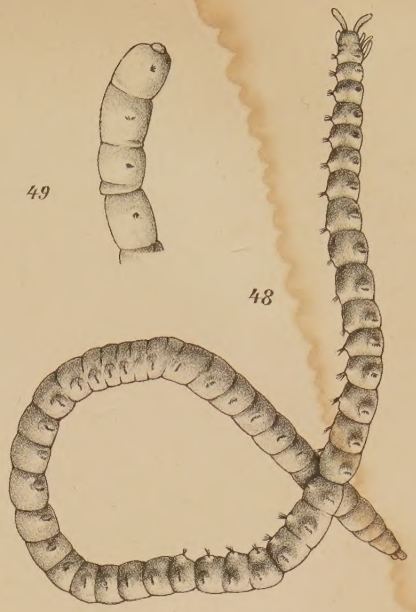
Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig



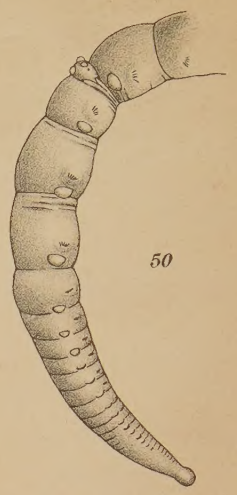
H. Langhammer gez.


34

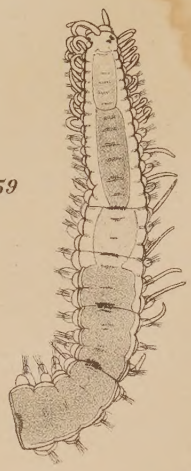
49

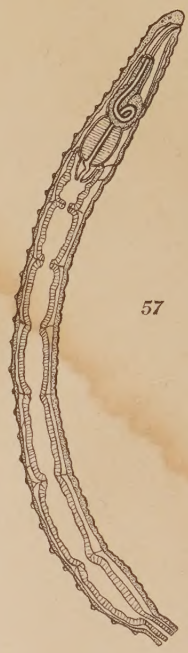

48

51


50

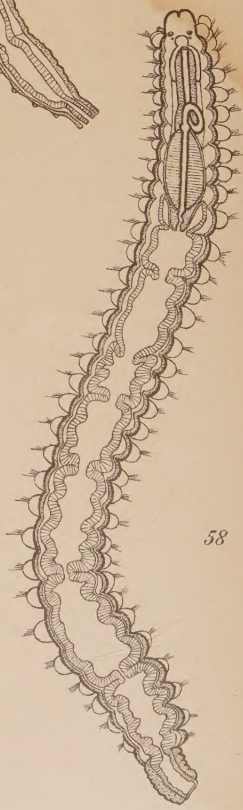
52


59


57

53

54


58

Lebenslauf.

Ich, *Hans Langhammer*, wurde am 23. Juli 1892 als Sohn des Kaufmanns Max Langhammer und seiner Ehefrau Minna, geb. Klug, in Mühlhausen i. Thür. geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1898 bis Ostern 1901 besuchte ich die Mittelschule meines Geburtsortes, trat alsdann in die Sexta des Gymnasiums meiner Heimatstadt ein und verließ diese Anstalt im Februar 1911 mit dem Zeugnis der Reife.

Zu Beginn des Sommersemesters 1911 bezog ich die Universität Tübingen zum Studium der Naturwissenschaften und Mathematik. Vom Wintersemester 1911/12 bis zum Wintersemester 1912/13 studierte ich an der Universität Leipzig, insbesondere Physik, Chemie und Mathematik, vom Sommersemester 1913 bis Sommersemester 1914 in Marburg hauptsächlich Zoologie und Botanik. — Am 8. August 1914 trat ich als Kriegsfreiwilliger in den Heeresdienst und nahm von Februar 1915 bis zum November 1918 an den Kämpfen in Rußland, Galizien und im Westen teil.

Vom Februar 1919 an setzte ich mein Studium in Marburg fort und wandte mich während des Zwischensemesters und Sommersemesters 1919 vorwiegend der Physik und Mathematik zu.

Meine akademischen Lehrer waren:
in Tübingen: Prof. Dr. Happel, Maurer, Paschen, Waitz.
in Leipzig: Prof. Dr. Beckmann, Chun, Des Coudres, Hantzsch, Herglotz, Hölder, Koebe, Paal, Rinne, Wiener, Woltereck,
in Marburg: Prof. Dr. Andrée, Bauer, Diels, Feußner, Fraenkel, Harms, Heimsoeth, Hellinger, Hensel, Jaensch, Kayser, Korschelt, Meyer, Neumann, Nordhausen, Richarz, Schenk, Schulze, Take, Thiel.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Die wissenschaftliche Fachprüfung für das Lehramt an höheren Schulen legte ich vor dem Prüfungsamt in Marburg in Zoologie, Botanik, Physik und Mathematik im Juli 1920 und Mai 1921 ab. Zur praktischen Ausbildung wurde ich im Oktober 1920 der Oberrealschule zu Mühlhausen in Thür. überwiesen und bestand dortselbst im Sept. 1921 die pädagogische Prüfung. Anschließend ließ ich mich vom Schuldienst beurlauben, um mich als Assistent der Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung an einer biologischen Untersuchung der westlichen Ostsee zu beteiligen. (Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung, Neue Folge Bd. I. 1919—1923).

Im November 1923 wurde ich in den Schuldienst zurückgerufen. Im Juli 1924 erfolgte meine Eheschließung und im April 1926 wurde ich von dem Patronat Eisleben, Lutherstadt, als Studienrat angestellt.

Das Rigorosum bestand ich in Marburg am 2. August 1927.